

SÉRIE A N° 1137.
N° D'ORDRE : 1195.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Charles KILLIAN

DR PHIL. NAT, MAÎTRE DE CONFÉRENCES A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ALGER.

1^{re} THÈSE. — ÉTUDES COMPARATIVES DES CARACTÈRES
CULTURAUX ET BIOLOGIQUES CHEZ LES DEUTÉROMYCÈTES
ET LES ASCOMYCÈTES PARASITES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *20* Juin 1928, devant la Commission d'examen

MM. DANGEARD..... *Président.*
HÉROUARD.....) *Assesseurs.*
DEREIMS.....)

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1928

SÉRIE A N° 1137.

N° D'ORDRE : 1195.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Charles KILLIAN

DR PHIL. NAT, MAÎTRE DE CONFÉRENCES A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ALGER.

1^{re} THÈSE. — ÉTUDES COMPARATIVES DES CARACTÈRES CULTURAUX ET BIOLOGIQUES CHEZ LES DEUTÉROMYCÈTES ET LES ASCOMYCÈTES PARASITES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9^o Juin 1928, devant la Commission d'examen

MM. DANGEARD..... *Président.*

HÉROUARD..... }
DEREIMS..... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1928



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires. . . P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
G. SAGNAC.

ÉMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieur.
G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Électrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
H. ANDOYER Astronomie.
P. PAINLEVÉ Mécan. analytique et mécan. céleste.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probab. et Physique math.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
Professeurs E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
P. MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
G. JULIA Mathématiques générales.
A. JOB Chimie générale.
A. MAILHE Étude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique.
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
JACOB Géologie.

E. HÉROUARD Zoologie.
E. PÉCHARD Chimie (Enseig^t P. C. N.).
V. AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
R. DONGIER Physique du globe.
A. DENJOY Calcul différ. et intégral.
H. BÉNARD Physique (P. C. N.).

E. DARMOIS Physique.
G. BRUCHAT Physique.
H. MOUTON Chimie physique.
L. JOLEAUD Paléontologie.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
A. DUFOUR Physique (P. C. N.).
F. PICARD Zoologie (Évolution des êtres organisés).
ROBERT-LÉVY Zoologie.
L. DUNOYER Optique appliquée.
A. GUILLERMOND Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE Radioactivité.

Secrétaire. Daniel TOMBECK.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ÉTUDES COMPARATIVES
DES
CARACTÈRES CULTURAUX ET BIOLOGIQUES
CHEZ LES DEUTÉROMYCÈTES
ET
LES ASCOMYCÈTES PARASITES

Par CHARLES KILLIAN

Avec 39 figures dans le texte et 2 planches coloriées.

I. — INTRODUCTION

Les méthodes de culture en général, leurs rendements, leurs limites.

L'application de la méthode des cultures pures a rendu de grands services à la Mycologie descriptive. Elle a permis de classer définitivement beaucoup de Champignons considérés comme polymorphes, en démontrant la connexion de leurs carpophores.

Mais elle présente un intérêt tout particulier lorsque le milieu artificiel stimule ces espèces à *produire* des fructifications non signalées ou mal connues en milieu naturel. Ce fait a été établi par KLEBAHN chez *Gnomonia setacea* et chez *Guignardia Niesslii*, qui donnent, sur géloses, des conidies, inconnues dans la nature ; de même, certains *Fusarium* produisent, selon WOLLENWEBER, leurs macroconidies exclusivement sur substratum artificiel. Or, une classification rationnelle des *Fusarium*, en particulier, est impossible sans la connaissance intégrale de tous leurs organes de multiplication et de reproduction.

Dans la plupart des cas, au contraire, les Champignons, et surtout les parasites, réagissent aux conditions artificielles du milieu, en *réduisant* le nombre de leurs carpophores. Le séjour en culture exerce sur eux, à la longue, une action nocive, par suite de l'accumulation inévitable des produits du métabolisme. Ce phénomène a été analysé par un travail très pénétrant de *Brown et Horne*, qui ont trouvé, dans le *Fusarium acuminatum*, un matériel très favorable à leur étude.

La dégénérescence du Champignon se manifeste par la diminution de la grandeur de ses colonies, par le changement de la vitesse de croissance, des dimensions et de la septation du mycélium et des spores, par une régression de la sporulation et finalement par l'intensité variable de la pigmentation. La sensibilité de cette espèce envers l'action nocive de la culture varie d'ailleurs suivant les tronçons considérés.

D'une manière générale, parmi les réactions des Champignons aux milieux artificiels, il faut distinguer celles qui correspondent à leur adaptation à ces milieux, et qui caractérisent une phase initiale (appelée *Ankultur* par APPEL et WOLLENWEBER). Les organismes, une fois adaptés, entrent dans une seconde phase et produisent leurs organes de multiplication et de reproduction. Cet état, qualifié de *Normal kultur*, peut subsister pendant une période de deux à trois ans, au maximum, après quoi les cultures présentent des altérations très typiques, et les colonies prennent un aspect entièrement nouveau (*Abkultur*) : le mycélium végétatif gagne le dessus, tout en changeant de consistance et de couleur. En même temps, il y a avortement complet de tous les carpophores. BURKHOLDER a constaté que la dégénérescence se manifeste aussi dans les caractères microscopiques ; elle peut être retardée lorsqu'on inocule le parasite sur son hôte habituel.

Pour réduire au minimum les anomalies dues aux conditions défectueuses de la culture, on a préconisé l'emploi des milieux se rapprochant le plus possible des substrata spécifiques. Lorsqu'il s'agit d'un parasite, on choisira, pour le cultiver, les organes de son hôte normal. Ainsi, beaucoup

de *Fusarium*, parasites des parties aériennes, poussent mieux sur des tiges que sur des tubercules stérilisés. Ceux-ci, à leur tour, sont préférables à tous les milieux gélosés (APPEL et WOLLENWEBER).

Cette supériorité des *milieux « naturels »* semble démontrée par les faits suivants : le *Gnomonia Platani* produit tous ses organes, y compris les périthèces, lorsqu'on le cultive sur feuilles stérilisées de Platanes ; au contraire, sur décoctions gélosées de ces feuilles, la forme parfaite fait défaut (KLEBAHN).

D'autres espèces, moins sensibles, se contentent de *décoctions* ne provenant *pas* de leur *hôte spécifique*. Tel est le cas (selon BOLLE) du *Macrosporium sarciniiforme*, où l'agar de cerises seul déclenche la sporulation. Au contraire, l'emploi de milieux synthétiques, ou bien une légère modification du milieu spécifique (par l'addition de sucre, par exemple), favorise unilatéralement la croissance végétative, en diminuant le nombre des conidies.

La nécessité de trouver, pour chaque espèce, son *milieu spécifique* a beaucoup préoccupé les mycologues. Mais ils se sont heurtés à des difficultés imprévues. Presque toujours, le développement des Champignons parasites reste incomplet, malgré les soins judicieux apportés au choix de leur substratum.

Un milieu, favorisant la croissance végétative, déprime souvent la production des organes de multiplication. Chez les *Fusarium*, par exemple, l'emploi de tiges stérilisées favorise unilatéralement la production de conidies ; l'emploi de tubercules, au contraire, favorise la croissance végétative.

Un autre inconvénient de ces *milieux naturels spécifiques* résulte de leur composition variable, qu'il est souvent impossible de prévoir. Ainsi, les tiges de Lupin, indispensables pour la culture de certains *Fusarium*, ont une composition différente avant et après la floraison, et cette différence dans leur nature chimique retentit très nettement sur la morphologie du Champignon auquel elles servent de substratum (APPEL) ; de même, les gousses de Pois, utilisées par SCHAFFNIT et BÖNING, pour cultiver le *Colletotrichum Lindemuthianum*,

favorisent tantôt la production de sporodochies, lorsqu'elles renferment beaucoup d'eau. Elles rehaussent, au contraire, la croissance végétative lorsqu'elles sont pauvres en eau et en matières nutritives.

Étant donnée cette inconstance incontrôlable des milieux naturels, on a donné la préférence très souvent aux milieux *synthétiques*. Mais la nécessité s'impose de leur trouver une composition réunissant toutes les qualités des milieux naturels. Beaucoup d'auteurs ont préconisé l'emploi de *milieux à décoctions mélangés* avec certains *corps organiques* judicieusement choisis. Ces méthodes ont donné de beaux résultats pour la culture de quelques saprophytes, spécialistes du bois (Voir le travail de LUTZ).

Pour se rapprocher davantage des conditions normales, d'autres se sont servis *simultanément* de *plusieurs milieux synthétiques* ; le Champignon, qui pousse de l'un à l'autre, subit ainsi un changement de régime analogue à celui auquel il est habitué dans la nature.

Des *milieux synthétiques stantardisés* s'imposent d'ailleurs pour toutes les études comparatives. BRIERLEY les trouve indispensables pour caractériser certaines espèces jordaniennes, telles qu'on les connaît dans beaucoup de Champignons (par exemple chez le *Botrytis*). CHODAT en préconise l'emploi pour l'étude des petites espèces du *Phoma alterniacearum*.

Les milieux synthétiques sont précieux encore à d'autres points de vue. En variant systématiquement leur composition, on peut faire des études intéressantes relatives à l'influence de la nutrition sur certains caractères morphologiques des Champignons. M^{lle} WESTERDYK a constaté, chez certains *Glæosporium*, un rapport direct entre la composition du milieu de culture et la grandeur des spores ; ces rapports sont bien plus prononcés, par exemple, chez le *Glæosporium* du Platane que chez celui du Chêne. Des faits analogues ont été observés pour les tronçons du *Colletotrichum glæosporioides*. BROWN trouve des rapports entre la teneur en P et en Az, et le facteur C : Az d'une part et le cloisonnement des conidies chez le *Fusarium* de l'autre.

De pareilles recherches sont d'autant plus intéressantes

qu'elles nous permettent de formuler des conclusions se rapportant à l'origine des petites espèces dans la nature. Je cite, dans cet ordre d'idées, mes études sur le *Monilia* des Cerises douces et sur le *Monilia* des Cerises acides. J'ai démontré que leurs caractères morphologiques sont influencés, avant tout, par les conditions ambiantes. Ayant défini ces conditions, j'ai réussi à faire produire les caractères du *Monilia* de la Cerise aigre au *Monilia* de la Cerise douce. Comme la Cerise douce est le produit d'une culture artificielle tardive, j'en ai conclu que les caractères particuliers à son parasite résultent de l'influence des conditions chimiques, modifiées au cours de la domestication, par rapport à celles de son ancien hôte.

Voilà les avantages que peut présenter, pour certains genres de recherches, l'emploi de milieux synthétiques standardisés. Mais, très souvent, ces milieux ne sont pas préférables aux milieux naturels ; ils leur sont, au contraire, parfois inférieurs, en particulier lorsqu'il s'agit d'obtenir, en milieu artificiel, toute la série des carpophores.

D'autre part, il ne faut pas considérer comme infaillibles les milieux naturels. Maint mycologue, après de longs tâtonnements infructueux, a été amené à constater que l'incapacité d'un Champignon de fructifier en culture n'a aucun rapport avec la nature du milieu, mais qu'elle constitue bien un *caractère spécifique de l'espèce*.

On a essayé d'interpréter ce fait en établissant un parallèle entre les caractères cultureux des Champignons et leurs caractères biologiques, tels qu'ils se manifestent dans la nature. Mais cette idée a dû être abandonnée, car il peut y avoir des différences fondamentales entre les réactions en culture de deux espèces parasitaires, malgré l'identité de leurs caractères biologiques. Ainsi, le *Gnomonia Platani* fructifie volontiers en milieux artificiels, tandis que les *Gnomonia alniella* et *tubiformis* ne s'y développent nullement (KLEBAHN).

Le *Vermicularia Eryngii*, demi-saprophyte, ne m'a jamais donné trace des conidies, même pas sur agar de malt, où ses carpophores se rapprochaient le plus de leur état naturel. Au contraire, le *Vermicularia varians*, qui a bien plus les

allures d'un parasite, forme en abondance des conidies, même à l'état d'hypomycète.

De même, les différentes espèces de *Colletotrichum* réagissent, dans un milieu donné, d'une façon totalement différente à l'influence du p^H , de la température, de la lumière, de la pression du CO_2 (BURGER). Ces réactions sont, en apparence, indépendantes de leur mode de vie et ne présentent aucune relation directe de cause à effet.

De ces exemples, on peut tirer les conclusions suivantes : les efforts de trouver des milieux spécifiques soit naturels, soit synthétiques, sont fréquemment voués à des succès. Le hasard semble souverain. Telle espèce ne s'adapte à aucun milieu artificiel; telle autre s'y adapte facilement et présente même des réactions inconnues dans les conditions normales.

De pareilles *variations autonomes*, qualifiées de *mutations*, ont été fréquemment signalées en milieux artificiels. Ayant déjà traité cette question, je m'en reporterai surtout à mon travail et à une mise au point toute récente de CHODAT; je n'y insisterai pas davantage.

D'après mes conclusions, toutes les variations autonomes, observées en culture, doivent être considérées comme *normales*, inhérentes aux Champignons, car elles se présentent exactement de la même façon dans la *nature*. Elles nous fournissent les meilleures preuves que l'espèce en question s'est parfaitement adaptée au milieu artificiel.

Ces *variations en milieu naturel* sont très frappantes chez certains *Glomerella*, selon SHEAR. Cet auteur a trouvé, pour une espèce donnée, de plus nombreuses variations sur un même hôte, que pour cette même espèce, lorsqu'il l'étudiait sur plusieurs hôtes, appartenant à des espèces différentes.

D'autres modifications, en milieu naturel, ont été signalées pour le genre *Fusarium*.

On a même réussi, dans quelques cas, à donner des précisions relatives à la nature du milieu responsable de ces variations.

On connaît ainsi un *Mycosphaerella* (GROSSENBACHER et

DUGGAR), qui donne des périthèces, exclusivement, lorsqu'on l'inocule sur *Cucurbita pepo*. Sur d'autres *Cucurbitacées*, il produit, au contraire, des pycnides.

Les pycnides du *Guignardia Bidwellii*, selon REDDICK, ont leurs ostioles mieux développés dans les feuilles de la Vigne qu'à l'intérieur de ses fruits.

Je n'insiste pas davantage sur la question des variations en milieu naturel (on se reportera à mon mémoire de 1926), mais j'en tire la conclusion suivante : si les espèces offrent de telles variations dans la nature, on ne s'étonnera pas si, en milieu artificiel, elles présentent également de nombreux changements spontanés.

Il en résulte que les *caractères autonomes* des Champignons, inaccessibles à toute influence du milieu, *imposent des limites aux méthodes de cultures* les plus judicieuses.

Ayant cultivé moi-même un grand nombre de *Deuteromycètes* et d'*Ascomycètes* parasites, j'exposerai, dans ce qui suit, mon point de vue relatif aux questions préalablement posées. Je comparerai leurs réactions en milieu artificiel aux réactions en milieu naturel. Il en ressortira ainsi quelle est la part de l'influence du milieu et quelle est la part des qualités inhérentes.

II. — PARTIE DESCRIPTIVE

A. — *TECHNIQUE*

Pour atteindre mon but, il s'agissait d'étudier les Champignons dans la nature, puis de les observer sur un grand nombre de milieux de culture.

Comme, bien souvent, les stades hibernés sont introuvables au printemps, j'ai maintenu des feuilles mortes, parasitées, en plein air dans des pots de fleurs, sur une couche de terre et de mousse, garanties par un treillis métallique. Malgré ces précautions, certains matériaux délicats ont été détruits par des microorganismes rongeurs, et, par la force des choses, mes résultats ont été incomplets.

Pour ce qui est des cultures, je me suis servi d'un milieu synthétique, à base de MgSO_4 (0,2 p. 100) + K^2HPO_4 (0,2 p. 100), auquel j'ai incorporé un sel azoté $(\text{NH}_4)^2 \text{SO}_4$ KNO_3 , asparagine, peptone) (0,1 p. 100 ou 1 p. 100), puis de la glucose (0,1 p. 100 ou 1 p. 100). Les différences ainsi réalisées entre les milieux de culture étaient suffisantes pour déclencher les réactions les plus typiques. Dans certains cas, il me paraissait nécessaire de varier davantage, qualitativement et quantitativement, la source de carbone et d'azote.

Enfin, je me suis servi de nombreux milieux à décoctions, tels que l'agar de malt, le salep, les carottes, la farine et de matières végétales stérilisées, souvent combinées avec des géloses.

Pour étudier, en détail, la structure de mes Champignons sur tous ces milieux, j'ai dû fixer mes cultures et les inclure à la paraffine. Certaines observations supplémentaires ont été faites en cultures sur lames, plus favorables à l'étude du mycélium et des conidies. Des expériences d'infection ont complété ces études.

B. — MATÉRIEL

Mes recherches devaient porter, d'après mon premier plan, exclusivement sur des *Ramularia*. Ce genre étant mal délimité, j'ai dû élargir mon programme et adjoindre des genres voisins, tels que *Ovularia*, *Cercospora*, *Graphium*, etc.

M'étant attaché, au cours de mes recherches, à étudier l'action du milieu sur la production de leurs pycnides, j'ai dû étendre le sujet au genre *Septoria*, à fructification exclusivement endosporée, puis à quelques genres apparentés.

Comme, d'autre part, aucun des *Deutéromycètes* signalés ci-dessus ne produit des périthèces en milieu artificiel, j'ai eu recours aux *Hypomyces* pour étudier la physiologie de ces organes.

C. — RECHERCHES

RAMULARIA

Le genre *Ramularia* a été traité par la plupart des auteurs exclusivement au point de vue taxonomique. Leurs travaux, faits sur un matériel d'herbier, présentent le flanc à de nombreuses critiques. Les questions biologiques, en particulier, sont complètement négligées, et nos connaissances, concernant ces espèces, sont réduites, très souvent, à des diagnoses incomplètes. Mes publications antérieures sur cette matière me dispensent d'analyser les recherches de TULASNE, BREFFELD, SCRIBNER, VOGLINO, FÜCKEL, JAAP, PRILLIEUX, LIENHARDT et celles, plus importantes pour nous, de WOLLENWEBER, SCHELLENBERG, KLEBAHN, LAIBACH et LIKHITÉ.

L'inhomogénéité du genre *Ramularia* est un fait sur lequel STERNON a insisté tout récemment. Anticipant sur ce qui sera dit plus tard, je signale quelques-unes de ses conclusions concernant la délimitation de ce genre.

Aucun des caractères génériques, établis par les différents

classificateurs, n'est valable pour l'ensemble des espèces. D'autre part, les *Ramularia* ont, par leur forme ascosporee, des affinités indubitables avec des genres qu'on considérerait, jusqu'à présent, comme étant de parenté plus ou moins éloignée.

STERNON montre, en particulier, que les différences entre le *Ramularia* et les *Ovularia*, *Didymaria*, *Septocylindrium*, *Cercospora*, *Cercospora*, *Oidium*, *Fusidium*, *Fusarium*, *Cylindrosporium*, *Cylindrium*, sont insignifiantes.

Les uns et les autres possèdent des conidies, parfois cylindriques, qui peuvent être réunies en chaînes. Il faudrait donc tous les classer dans un seul genre, à n'en juger que d'après la forme de leurs conidies.

L'occasion se présentera de formuler certaines réserves, relatives aux conclusions de STERNON. Mais, en ce qui concerne l'inhomogénéité du genre *Ramularia*, j'approuve entièrement les résultats auxquels est arrivé cet auteur.

Pour éviter toute ambiguïté due à une classification insuffisante, j'ai limité mon choix aux espèces, spécialisées en parasites. Ainsi compris, le genre *Ramularia* renferme des représentants qui offrent entre eux des affinités indubitables.

Quant aux auteurs qui ont examiné jusqu'ici ces *Ramularia* parasites, ils se sont préoccupés d'établir la connexion entre leurs formes parfaite et imparfaite. Je me suis attaché plutôt à étudier l'influence du milieu artificiel et du milieu naturel sur leur structure.

1. — *Ramularia Sambucina* Sacc.

L'étude de cultures en milieux standardisés, jointe à l'observation dans la nature, m'a fourni des résultats inattendus pour le *Ramularia Sambucina*. J'ai isolé ce parasite des trois espèces de *Sambucus* (*Sambucus ebulus*, *racemosa* et *nigra*), où l'avaient signalé les auteurs, et j'ai constaté qu'il s'agissait de trois races, à réactions différentes.

α. — *Ramularia Sambucina ebuli*.
(Fig. I et II.)

Les infections dues au *Ramularia Sambucina* sont particulièrement nombreuses sur *Sambucus ebulus*. La présence



Fig. I. — *Ramularia Sambucina ebuli*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3-5, Développement des pycnides (nature). (Gross. : 600.)

du parasite se trahit, dès le mois de juin, par l'apparition de taches brun rougeâtre, qui s'agrandissent et se dessèchent au centre ; après quoi, elles prennent une teinte argentée,

limitée par un liséré étroit de couleur pourpre. Les tissus, entièrement nécrosés, envahis par le parasite, sont parcourus d'un mycélium variqueux, muni de suçoirs, et qui renferme des noyaux de grande taille (fig. 1, Fig. I). Sur ce mycélium, sis au voisinage de l'épiderme, se greffent directement les filaments conidifères, issus d'hyphes, renflées à leurs extrémités. Ils sont courts et variqueux et disposés parallèlement les uns aux autres ; chaque filament se termine en une papille, d'où se détache une conidie unique (fig. 2).

Ce même mycélium sous-épidermique peut se masser en glomérules (fig. 3) ; on voit les hyphes s'enrouler les unes autour des autres et prendre une disposition concentrique (fig. 4). Leurs parties centrales s'élargissent et se gonflent de protoplasme ; puis elles se fractionnent en articles uninucléés. Ce fractionnement gagne, de proche en proche, les parties périphériques de l'ébauche (fig. 5). Il en résulte finalement une pycnide à enveloppe mince, remplie entièrement d'un tissu sporigène (fig. 6).

Outre les pycnides, j'y ai trouvé une autre catégorie de fructifications endosporées, qui résultent également de pelotons mycéliens. Ces fructifications se distinguent des pycnides par le fait que leur centre reste massif, au lieu de se transformer en tissu sporigène ; il s'agit, par conséquent, de sclérotés.

Conidiophores, pycnides et sclérotés rentrent indubitablement dans le cycle évolutif du *Ramularia Sambucina* ; la connexion entre les sclérotés et les conidiophores ressort nettement de la figure 7 (Fig. II) ; le mycélium des conidiophores peut aussi se greffer directement sur un sclérote.

Des sclérotés il n'y a qu'un pas à une quatrième catégorie de carpophores, qui sont ébauchés dans les feuilles mortes dès le mois de décembre : ce sont les *périthèces*.

Ils se distinguent des sclérotés par une série de caractères : leur forme est plus régulière (en losange) et leur différenciation est plus nette ; de l'enveloppe, on voit vers l'intérieur se détacher un tissu filamenteux ; à son centre se dessine une cavité, tapissée de crochets ascogènes et de proasques (fig. 8).

J'ai maintenu ces périthèces en plein air, et je les ai fréquemment arrosés, pendant les périodes sèches du printemps,

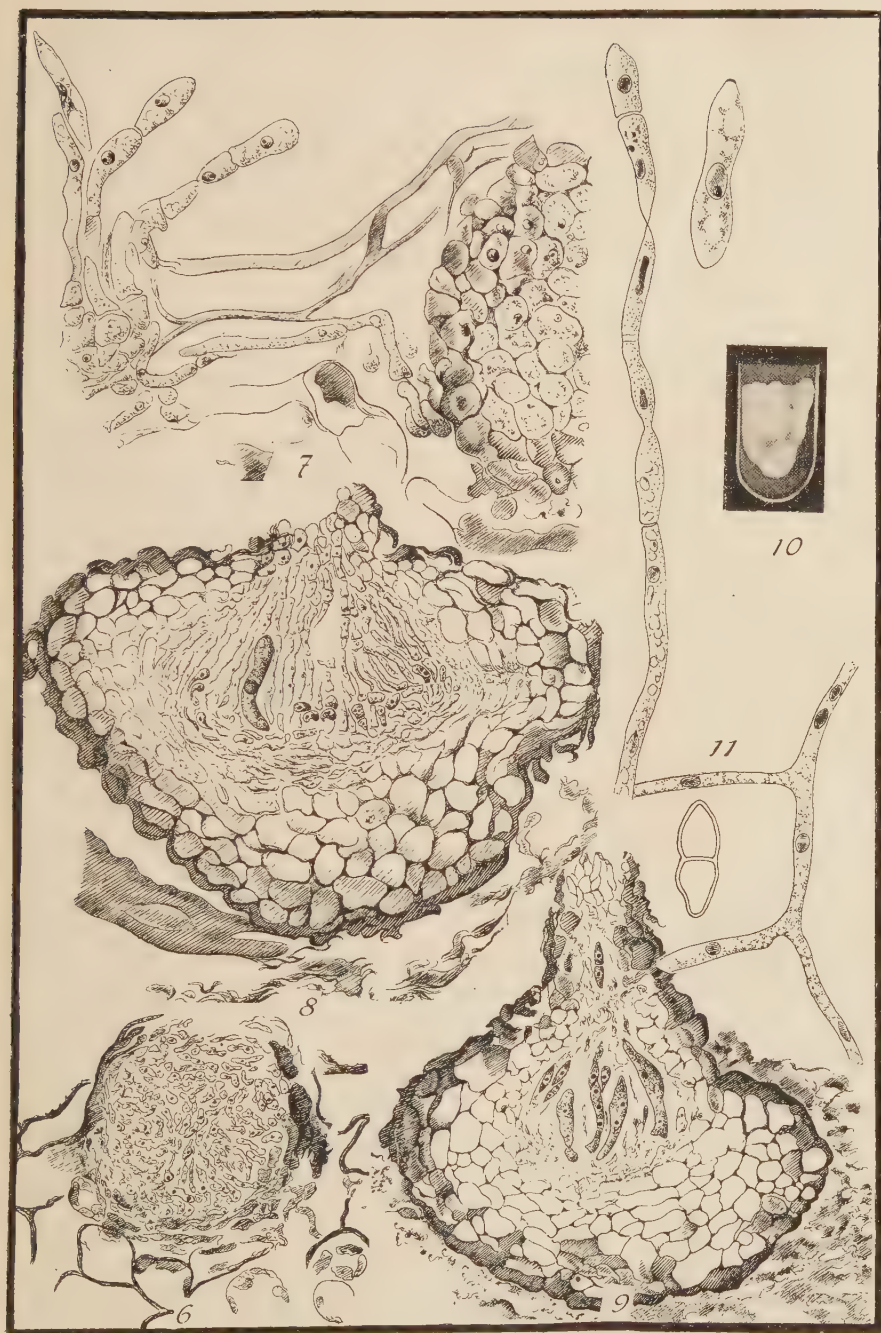


Fig. II. — *Ramularia Sambucina ebuli*. — 6, Pycnide ; 7, Sclérote et conidiophore ; 8-9, Périthèces (nature) ; 10, Culture en tube ; 11, Mycélium sur lame. (Gross. : 250, 560, 250, 250, 1, 560.)

pour en obtenir la maturation. Vers le mois de mai, j'ai constaté des changements intéressants.

La pointe des périthèces s'était effilée en bec, et les pro-asques avaient donné des asques mûrs.

Or, tous les asques ne mûrissent pas simultanément, comme le démontre la figure 9. On y trouve représenté des asques à l'état uninucléé, voisinant avec des asques ayant déjà projeté leurs ascospores. Celles-ci sont figurées à un plus fort grossissement (à droite, en haut) ; elles mesurent, dans mon matériel fixé 12 : 3 μ .

En ce qui concerne les cultures du *Ramularia Sambucina*, elles sont faciles à obtenir. Il suffit de prélever des conidies d'une feuille infectée et de les disposer sur un milieu approprié ; il se forme alors des petites colonies d'un blanc rosé. Au cours des repiquages, celles-ci s'agrandissent et constituent des duvets cotonneux plus étendus.

L'aspect du Champignon ne subit pas de changements notables par son transfert en milieu synthétique. Partout le mycélium végétatif domine (fig. 10) (culture sur gélose synthétique, renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100).

D'autre part, ni l'emploi de géloses à décoctions (de Carottes, Pommes de terre, Riz 1 p. 100, Maïs 1 p. 100), ni de tiges stérilisées, ni de milieux synthétiques (sucre 0,05 p. 100 + amidon 2 p. 100) n'ont stimulé le Champignon à produire des carpophores.

Une seule fois, en présence d'une gélose à glucose de 1 p. 100 et de KNO_3 à 0,1 p. 100, j'ai découvert des glomérules bruns de forme irrégulière.

Cultivé sur lames, le Champignon donne des conidies en grand nombre. Celles-ci naissent directement par constriction sur des hyphes libres (fig. 11). Elles sont caractérisées, comme dans la nature, par la présence, à leur intérieur, de gros noyaux.

Mes essais de culture ont été complétés par des expériences d'infection, qui, en même temps, ont démontré la pureté de mes cultures. J'ai fait les inoculations sur des pieds empotés de *Sambucus ebulus*, maintenus en serre. Leurs feuilles

venaient de s'épanouir. A ce moment, le 6 mars 1926, j'ai déposé des gouttelettes, renfermant une suspension de conidies, sur la face inférieure des limbes. Les premiers symptômes ont apparu vers le 20 avril. Aux endroits où avaient été déposées les conidies, j'ai noté la décoloration des plages, nettement circonscrites, jaunes au début et brunissant dans la suite. Comme aucun nouveau symptôme n'est venu s'ajouter pendant les semaines suivantes, je me suis demandé si réellement il s'agissait d'une infection. Mes doutes ont été dissipés par l'apparition des conidies typiques sur la face inférieure des taches.

De cette expérience il résulte qu'une période de deux mois peut s'écouler entre l'inoculation et l'apparition des conidies ; j'attribue ce fait à l'âge jeune des feuilles, qui m'ont servi de matériel ; car, dans une expérience du 6 avril, donc d'un mois plus tard, les premiers symptômes ont apparu dès le vingt-deuxième jour. Malgré tout, on peut dire que la période de latence du *Ramularia Sambucina ebuli* est plus longue que chez la plupart des autres *Ramularia*.

β. — *Ramularia Sambucina racemosi*.
(Fig. III.)

Voilà mes résultats concernant le *Ramularia Sambucina ebuli*. Pour ce qui est du parasite développé sur *Sambucus racemosa*, je l'ai rencontré pour la première fois sur un pied entouré de *Sambucus ebulus* gravement infectés. Ce pied contrastait, par la rareté de ses infections, avec les sureaux nains du voisinage et ne présentait qu'une seule tache foliaire ;

Cette observation m'a incité à reprendre l'étude du *Ramularia Sambucina*, en isolant le parasite du *Sambucus racemosa*. Ayant trouvé de nouvelles stations, peuplées exclusivement de cette espèce, je disposais d'un matériel complet, à l'abri d'une contamination provenant du *Sambucus ebulus*.

Des coupes, faites dans des feuilles infectées, m'ont montré quantité de conidiophores constitués de filaments conidifères grêles et bruns (fig. 1, Fig. III). J'ai retrouvé ces conidiophores dans les feuilles mortes infectées ; en même temps, il y avait

des sclérotés, analogues à ceux du *Ramularia Sambucina ebuli* (fig. 2).

Ces sclérotés sont les véritables organes d'hivernation du

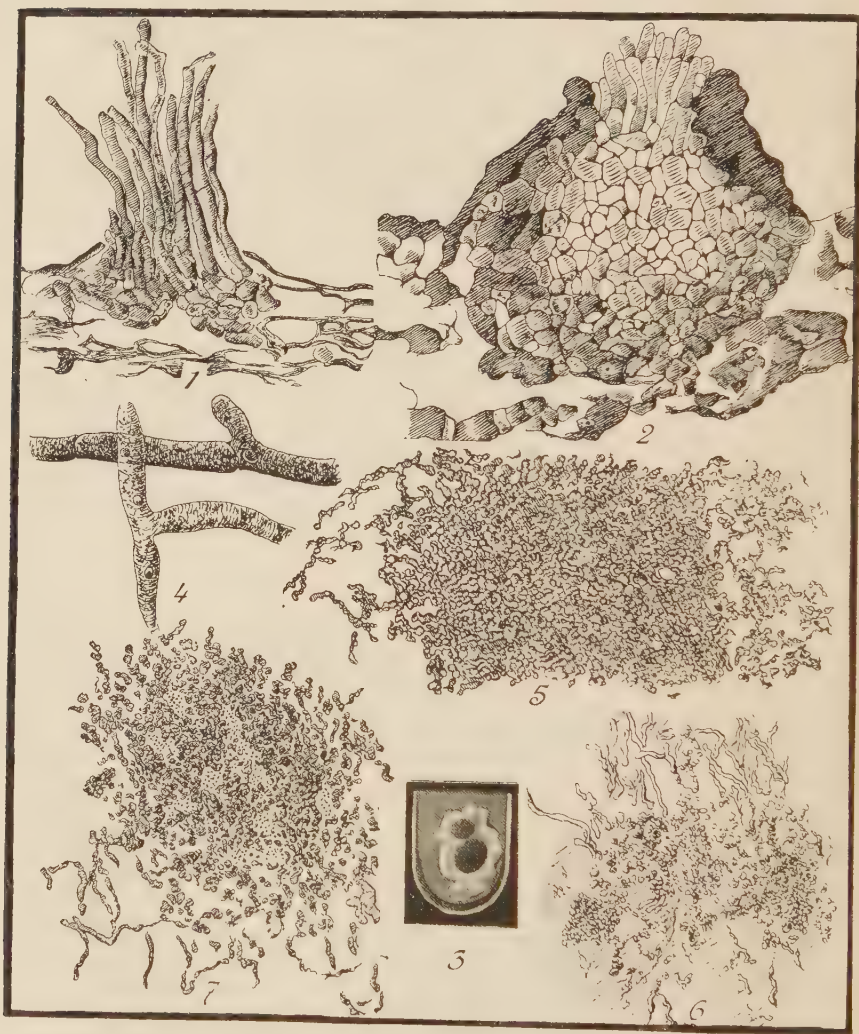


Fig. III. — *Ramularia Sambucina racemosi*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote (nature); 3, Culture en tube ; 4, Mycélium sur lame ; 5-6, Plectenchyme et glomérules (cultures). (Gross. : 270, 500, 1, 600, 100, 100, 100.)

parasite. Dès le printemps, ils se garnissent de prolongements filamenteux que j'interprète comme filaments conidifères, par analogie à ce que j'ai pu constater chez d'autres espèces.

Le Champignon isolé du *Sambucus racemosa* ne se distingue pas essentiellement, en culture sur lame, de celui que j'ai trouvé sur *S. ebulus* ; cependant j'ai pu constater une production moins abondante de conidies.

Mais il présente des caractères distinctifs plus prononcés, lorsqu'on le cultive sur la série des milieux synthétiques. Les colonies sont caractérisées, à première vue, par la coloration grise, virant au noir, du mycélium intramatriciel et par la teinte cendrée du mycélium aérien (fig. 3) (1).

Au microscope, on distingue un pigment brun foncé, imprégnant les membranes, tout comme dans la nature (fig. 4).

Dans ces cultures, le mycélium se masse en plectenchyme, tantôt massif (par exemple, en présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine à 0,1 p. 100, ou encore de glucose à 1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 1 p. 100, fig. 5), tantôt lâche comme en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 0,1 p. 100 (fig. 6). Finalement, lorsqu'on remplace la peptone par du KNO_3 , il se masse en glomérules subsphériques, qui renferment à leur intérieur des spores bactériiformes (fig. 7).

En résumé, le *Ramularia Sambucina racemosi* cultivé se distingue du *Ramularia Sambucina ebuli* par la coloration foncée de son mycélium ; celui-là a, en outre, la tendance de se masser en plectenchyme ; ni chez l'un, ni chez l'autre les pycnides n'atteignent leur maturité, en milieu artificiel.

γ. — *Ramularia Sambucina nigri*.

(Fig. IV.)

Je passe enfin à la description du *Ramularia Sambucina nigri*. Les symptômes provoqués par ce Champignon ne présentent extérieurement aucune différence avec ceux que j'ai révélés chez les autres races. Par ses caractères morphologiques et cultureux, cette race se rapproche beaucoup plus du *Ramularia Sambucina racemosi*.

Les plages infectées sont parcourues d'un mycélium à parois brunes, très typiques ; les conidiophores, constitués

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

de filaments courts, ressemblent à ceux du *Ramularia Sambucina ebuli*, mais s'en distinguent par la pigmentation brune des membranes (fig. 1, Fig. IV). Comme stade d'hibernation, j'ai découvert des pycnides à enveloppe très mince, remplies de pycnospores courtes et ovales (fig. 2) (1).

Les cultures du parasite s'obtiennent sans difficulté à partir des conidies. A l'état adulte, elles présentent le même aspect et les mêmes caractères que celles isolées du *Sambucus racemosa* ; jeunes, elles sont plus claires.

La présence du pigment foncé dont s'imprègne le milieu de culture constitue un caractère commun aux deux races ; par le fait, elles se distinguent essentiellement du *Ramularia Sambucina ebuli*. Cette coloration se maintient, chez l'un et chez l'autre, même lorsqu'on cultive les Champignons à l'abri de la lumière.

L'action de la nutrition, en tant qu'azotée, ne modifie pas davantage l'aspect des colonies ; seule la concentration de la glucose l'influe en ce sens qu'elles prennent une teinte vert grisâtre en présence de glucose à 0,1 p. 100, vert foncé sur glucose à 1 p. 100.

Des coupes faites dans ces colonies m'ont montré que le Champignon produit plus volontiers des carpophores que les deux autres races. J'ai repéré des pycnides plus ou moins évoluées sur la plupart des milieux. — sauf en présence de KNO_3 . Leur différenciation était assez poussée sur gélose renfermant de la glucose et de l'asparagine à 1 p. 100. Dans le dessin 3 qui représente une pareille pycnide, on distingue une enveloppe englobant un plectenchyme sporigène constitué de filaments irrégulièrement variqueux, polynucléés, qui sont les cellules mères de spores : ces filaments se fractionnent en une série d'articles uninucléés, générateurs de pycnospores (fig. 4).

Cultivé sur lames, le Champignon y constitue un mycélium brun à l'état adulte, hyalin, tant que jeune, et qui ne se distingue en rien de celui du *Ramularia Sambucina*

(1) Ces pycnides pourraient correspondre à celles décrites par Desmazières sous le nom de *Phyllosticta Sambucina*, qui renferment des spores de 5 à 7 μ de longueur.

racemosi. Comme ce dernier, il ne produit pas de conidies (1).

Pour me rendre compte de la valeur taxonomique des trois races considérées, j'ai fait un relevé biométrique de la longueur des conidies (Fig. V).

Leur parenté ressort du fait que les courbes biométriques



Fig. IV. — *Ramularia Sambucina nigri*. — 1, Conidiophore; 2, Pycnide (nature); 3, Pycnide; 4, Tissu sporigène (culture). (Gross. : 600, 490, 380, 1 300.)

sont plus ou moins superposées. Seule, la courbe du *Ramularia Sambucina ebuli*, moins étendue, est légèrement déplacée à droite (avec un minimum de 25 μ). Elle présente, comme celle du *R. S. racemosi*, quatre sommets principaux très élevés. Au contraire, le *R. S. nigri* possède une courbe plus aplatie. A part ces différences, j'ai constaté le fait que les

(1) Mes dernières observations à ce sujet semblent indiquer qu'il existe encore d'autres races distinctes sur le *Sambucus nigra*. J'y reviendrai à une prochaine occasion.

élevations se trouvent aux mêmes endroits pour le *R. S. racemosi* et le *R. S. ebuli*.

Des maxima du *R. S. nigri*, deux seulement correspondent à ceux du *R. S. ebuli*.

Mes cultures m'ont servi ensuite à des expériences d'infection sur *Sambucus racemosa* et *Sambucus nigra*, afin de compléter

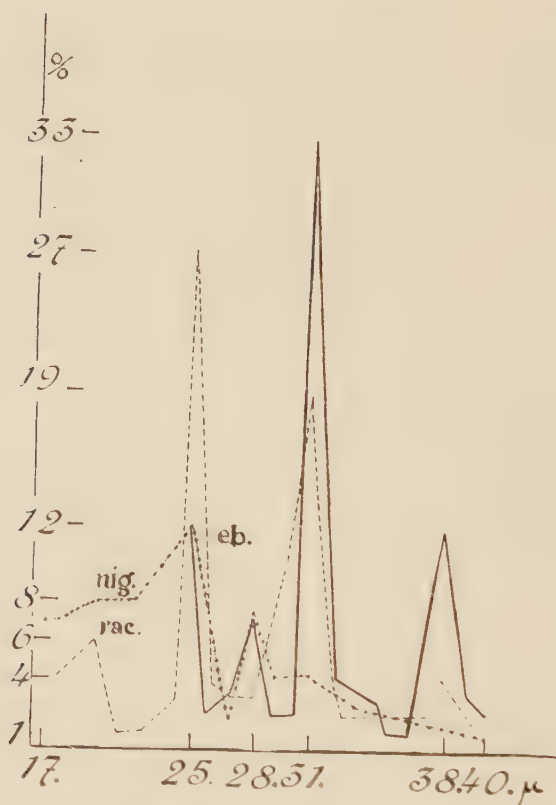


Fig. V. — Graphiques démontrant les rapports entre la longueur des conidies et leur pourcentage chez les *Ramularia Sambucina ebuli* (eb.), *racemosi* (rac.) et *nigri* (nig.).

mes inoculations intérieures sur *Sambucus ebulus*. Seuls les essais sur *Sambucus racemosa* ont eu le résultat voulu ; les autres ont été détruits prématurément par des escargots. L'inoculation, faite en forêt humide, le 8 octobre 1927, avec des conidies du *Ramularia Sambucina nigri* et du *Ramularia Sambucina racemosi* déposées sur les deux faces du limbe, a abouti à l'apparition, le 20 octobre, de grandes plages nécrosées. Placées

en chambre humide, ces plages se sont couvertes, deux jours plus tard, d'efflorescences de conidies de forme typique.

Mes observations se sont arrêtées là par suite de la chute foliaire des pieds inoculés ; elles démontrent, de toute façon, que le *Sambucus racemosa* peut être infecté non seulement par le *Ramularia Sambucina racemosi*, mais aussi

par le *Ramularia Sambucina nigri*. L'inoculation est possible même sur des feuilles adultes, sur le point de tomber.

Voilà mes résultats, relatifs au *Ramularia Sambucina*. Les renseignements qu'on possède à son sujet sont très limités ; j'ai trouvé une seule note de PETRAK, intéressante par le fait qu'elle confirme entièrement quelques-unes de mes observations.

Cet auteur, ayant hiberné des feuilles de *Sambucus ebulus*, infectées par le parasite, a découvert, à l'intérieur des débris décomposés, des ébauches de périthèces. Sur leurs ostioles ont buissonné, au printemps, des duvets blancs avec des conidies voisines de celles du *Ramularia Sambucina* ; il les considère comme appartenant à un parasite ; je ne doute pas, pour ma part, qu'il ne s'agisse de filaments conidifères.

A côté des sclérotés, PETRAK signale aussi des périthèces mûrs qui présentent tous les caractères d'un *Mycosphærella* ; il l'appelle *Mycosphærella ebulina*. Ces observations corroborent ma thèse, suivant laquelle le *Mycosphærella* entre dans le cycle évolutif du *Ramularia Sambucina*. Si la preuve définitive reste encore à établir par la culture des ascospores, il y a peu de chance qu'un même organisme étranger soit venu troubler les résultats de deux observateurs différents.

PETRAK signale enfin, dans son matériel hiberné, un *Phyllosticta* qu'il n'a pu déterminer exactement. Il s'agit vraisemblablement du *Phyllosticta Sambuci* Desm., dont SACCARDO donne la diagnose dans son *Sylloge fungorum* (t. III, p. 9). Comme, d'une part, j'ai trouvé des pycnides plus ou moins évoluées à côté des conidiophores du *Ramularia Sambucina*, et comme, de l'autre, mes cultures démontrent la connexion, des deux organes, j'en conclus que le Champignon décrit sous le nom de *Phyllosticta Sambucina* entre dans le cycle évolutif du *Ramularia Sambucina*.

De ce qui précède, il s'ensuit que le *Ramularia Sambucina* est dissocié en trois races, distinctes par leurs caractères morphologiques et culturaux. Or, de pareilles races, correspondant à des hôtes différents, ne sont pas inconnues chez d'autres espèces de *Ramularia*.

2. — *Ramularia Geranii*.

Je signalerai tout d'abord celles que j'ai pu observer sur le *Ramularia Geranii*. L'étude détaillée ayant été publiée ailleurs (1923), je résumerai brièvement mes principales observations.

α - γ . — *Ramularia Geranii pusilli*, *pyrenaici*, *silvatici*.

Ce parasite infecte, selon RABENHORST, plusieurs espèces de *Geranium*, tels que *collinum*, *columbinum*, *dissectum*, *lividum*, *lucidum*, *molle*, *palustre*, *Phæum*, *pratense*, *pusillum*, *pusillum* $\times$ *pyrenaicum*, *rotundifolium*, *pyrenaicum*, *sanguineum silvaticum*, puis *Erodium cicutarium*. Je l'ai repéré moi-même sur le *Geranium pusillum*, *pyrenaicum* et *silvaticum*, puis tout récemment sur *Geranium Phæum*. La différenciation de ces quatre races résulte, d'une part, de mes essais d'infection, d'autre part, de mes cultures en milieux artificiels.

L'infection du *Geranium pyrenaicum* par des spores provenant des feuilles malades de cette même espèce aboutit, après dix-sept jours, à l'apparition des premiers symptômes visibles. Seule l'inoculation de la face inférieure du limbe est efficace, jamais celle de la face supérieure. La réussite dépend aussi de l'âge de la plante, puis des conditions météorologiques pendant la période de latence : lorsque la température de l'air est plus élevée et que la sécheresse est plus grande, les différents symptômes s'échelonnent sur une période plus longue, exactement comme je viens de le constater pour le *Ramularia Sambucina*.

J'ai fait, avec le même matériel des infections sur d'autres espèces, telles que *Geranium rotundifolium*, *molle*, *pusillum*, *columbinum*, *sanguineum*, *macrorrhizum silvaticum*, *pratense* et *Robertianum*, puis sur *Erodium cicutarium*, *Pelargonium zonale* et *P. hederifolium*. J'ai obtenu, à plusieurs reprises, des résultats sur *Geranium molle*, une seule fois sur *Geranium rotundifolium* et *Erodium cicutarium* ; mais toujours les infections étaient particulièrement abondantes sur *Geranium*

pyrenaicum. J'en conclus que *Ramularia Geranii pyrenaici* offre un degré faible de spécialisation ; l'hypothèse est appuyée par l'observation suivant laquelle, dans la nature, des plants de *Geranium rotundifolium*, entourés de *Geranium pyrenaicum* gravement atteints, demeurent absolument indemnes, de même que des *Geranium molle* au milieu de *Geranium pusillum* malades.

D'autres caractères distinctifs entre *Ramularia G. pusilli*, *pyrenaici* et *silvatici*, se présentent en milieux artificiels ; ces caractères sont plus ou moins prononcés, suivant la nature de ces milieux. Peu distinctes les unes des autres sur agar de malt, les colonies des trois races adoptent des caractères différentiels très nets, lorsqu'on mélange l'agar de malt à l'agar de salep. Les *Ramularia Geranii pusilli* et *pyrenaici* y constituent des colonies grises bien distinctes des colonies roses du *silvatici*. Cette teinte rose est due à l'abondance des conidies ; la teinte grise indique, au contraire, la prédominance du mycélium végétatif.

Les différences s'accroissent davantage en milieux synthétiques. Outre les substances indiquées précédemment, je me suis servi, comme hydrates de carbone, de lévulose, galactose et de l'arabinose, comme matière azotée encore de l'urée. Ayant cultivé les races du *Ramularia Geranii* sur un grand nombre de milieux synthétiques, j'ai obtenu les résultats suivants :

1^o Les trois races, quoique spécifiquement distinctes, réagissent de la même façon envers les variations de la source azotée. Le développement des colonies est particulièrement vigoureux sur peptone, un peu moindre sur asparagine et sur urée. Il diminue encore sur les sels d'ammonium et atteint son minimum sur nitrate de potassium. L'influence de la source de carbone est moins prononcée que celle de l'azote qui exerce une action nette sur la morphologie du Champignon.

2^o Par des modifications du milieu de culture, on peut ensuite ou bien augmenter les caractères distinctifs des trois races considérées, ou bien, au contraire, en diminuer l'importance.

Voici leurs différences :

Le *Ramularia Geranii silvatici* se distingue des deux autres races par sa croissance plus lente ; au bout de trois semaines, son développement s'arrête complètement. Les colonies sont typiques par leur surface glabre et leur teinte rose. Elles renferment parfois des sclérotés à peine visibles à l'œil, qui manquent aux deux autres Champignons. Le milieu de culture prend lui-même une pigmentation noire.

Les colonies du *R. Geranii pyrenaici* sont glabres et roses, au début ; elles ressemblent alors à celles du *silvatici* ; plus tard, elles deviennent blanches et cotonneuses, à bords effacés.

Les colonies du *R. Geranii pusilli*, cotonneuses et à bords effacés dès le début, présentent beaucoup de ressemblances avec celles du *R. Geranii pyrenaici*. Elles s'en distinguent par leur teinte grise. Contrairement au *R. G. pyrenaici*, ce Champignon communique à l'agar une coloration noire, plus foncée que chez le *R. G. silvatici*.

Parmi les trois Champignons, le *R. Geranii pusilli* et le *R. G. silvatici* constituent les deux extrêmes entre lesquels se place le *R. G. pyrenaici*. Ce dernier se rapproche plus du *pusilli*, lorsqu'on le cultive sur agar à peptone 0,1 p. 100 + glucose 1 p. 100. Dans ces conditions, ils forment, l'un et l'autre, des colonies grisâtres et cotonneuses ; au contraire, sur gélose à asparagine 1 p. 100 + glucose 1 p. 100, le *R. G. pyrenaici* se rapproche beaucoup plus du *R. G. silvatici*.

Aux caractères cultureux s'ajoutent les caractères microscopiques qui différencient les trois Champignons, et en milieux artificiels et dans la nature. Chez le *R. G. pusilli* prime la croissance en longueur du mycélium, d'où la consistance cotonneuse des colonies ; chez le *R. G. pyrenaici*, au contraire, on observe une ramification et une sporulation abondante au début, après quoi l'allongement des hyphes prend le dessus ; finalement, chez le *R. G. silvatici*, la production de conidies et de microconidies est abondante dès le début ; elle ne s'arrête pas avant l'épuisement de la colonie.

Aux caractères distinctifs en milieu artificiel s'ajoutent ceux que m'a révélés l'étude microscopique des parasites dans

leur milieu naturel. J'ai constaté que les conidiophores du *R. G. silvatici* sont plus consistants que chez les deux autres races.

D'autres différences résultent de l'étude biométrique des conidies. Le graphique, établissant le rapport entre la longueur des conidies et leur pourcentage, est très différent pour le *R. G. silvatici*, d'une part, et le *R. G. pyrenaici* et *pusilli*, de l'autre. Ce résultat s'explique par le fait que les conidies sont plus grandes chez le premier que chez les deux autres. La forme de la courbe met en relief leur fractionnement en microconidies chez le *R. G. silvatici*. Le graphique du *R. G. pyrenaici* présente des différences légères avec celui du *pusilli*.

Le *R. G. silvatici* se distingue finalement des deux autres Champignons par sa production de sclérotés et en milieu artificiel et en milieu naturel. Ces organes sont stimulés par la présence d'asparagine ou de KNO_3 ; au contraire, sur peptone et sur sels ammoniacaux, ils se réduisent à des amas irréguliers d'hyphes brunes. On trouve d'ailleurs leurs rudiments chez *R. G. pyrenaici*, mais elles manquent complètement chez *R. G. pusilli*.

Leur avortement s'explique par leur nature d'organes rudimentaires ; en effet, ils demeurent inutiles chez ces deux espèces, qui produisent, pendant tout l'hiver, des conidies sur les feuilles vertes de leur hôte. Au contraire, chez le *Geranium silvaticum*, la disparition de ses feuilles, pendant la mauvaise saison, rend nécessaire la présence de sclérotés, pour assurer l'hibernation du parasite. Ces sclérotés du *Ramularia Geranii silvatici* représentent à leur tour des organes avortés. Je les ai assimilés à des périthèces, par analogie à ce que j'ai pu trouver chez d'autres espèces.

δ. — *Ramularia Geranii Phæi* Massal.

(Fig. VI.)

J'ai fait, tout récemment, des observations sur un *Ramularia* parasite du *Geranium Phæum*, *Ramularia Geranii Phæi*. Ce Champignon accompagne partout son hôte ; à

Pralognan, en Savoie, où je l'ai étudié, rarement un pied de *Geranium Phæum* en était indemne.

Les premiers symptômes de la maladie se manifestent par l'apparition de taches jaunes, transparentes, à contours irréguliers, qui tranchent sur le fond vert du limbe. A mesure qu'elles s'agrandissent, leur centre se dessèche et prend une teinte brun rosé ; puis elles dépérissent et entraînent la mort du limbe, lorsqu'elles sont nombreuses. Finalement, la face inférieure des plages envahies se couvre d'un duvet de conidies. Bref, les symptômes de la maladie correspondent tout à fait à ce que j'ai signalé pour le *Ramularia Geranii silvatici*.

Des coupes, faites dans des plages d'infection récente, nous montrent des conidiophores du parasite. Ceux-ci sont constitués de nombreux filaments bruns, non ramifiés et massés en faisceaux (fig. 1, Fig. VI). Chaque filament produit, à son sommet, une seule conidie, très variable comme dimensions (fig. 2).

Dans les feuilles mortes, succombées à la maladie, on trouve deux espèces d'organes d'hibernation. Les uns sont des sclérotés non différenciés, globuleux (fig. 3) ; les autres, au contraire, sont piriformes et présentent, à leur surface, une enveloppe brune et, à leur intérieur, un plectenchyme incolore, sans la moindre trace d'un ascogone (fig. 4). Il ne peut, par conséquent, pas s'agir de périthèces.

J'ai trouvé finalement, dès le début de l'hiver, dans les feuilles hibernées, ces mêmes organes évolués en pycnides mûres. Les pycnosporos étaient cylindriques et bactériiformes (fig. 5). Tous mes efforts pour les conserver jusqu'au printemps ont été vains, vu que les feuilles du *Geranium Phæum* semblent particulièrement sujettes à l'action destructrice des insectes et des microorganismes ; il n'en subsistait plus la moindre trace dès le mois de décembre.

En ce qui concerne les cultures conidigènes du *Ramularia Geranii Phæi*, elles se présentent sous forme de touffes roses, cotonneuses, en général (fig. 6, culture en milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 et de la peptone à 0,1 p. 100).

En présence d'asparagine, leur surface devient glabre et

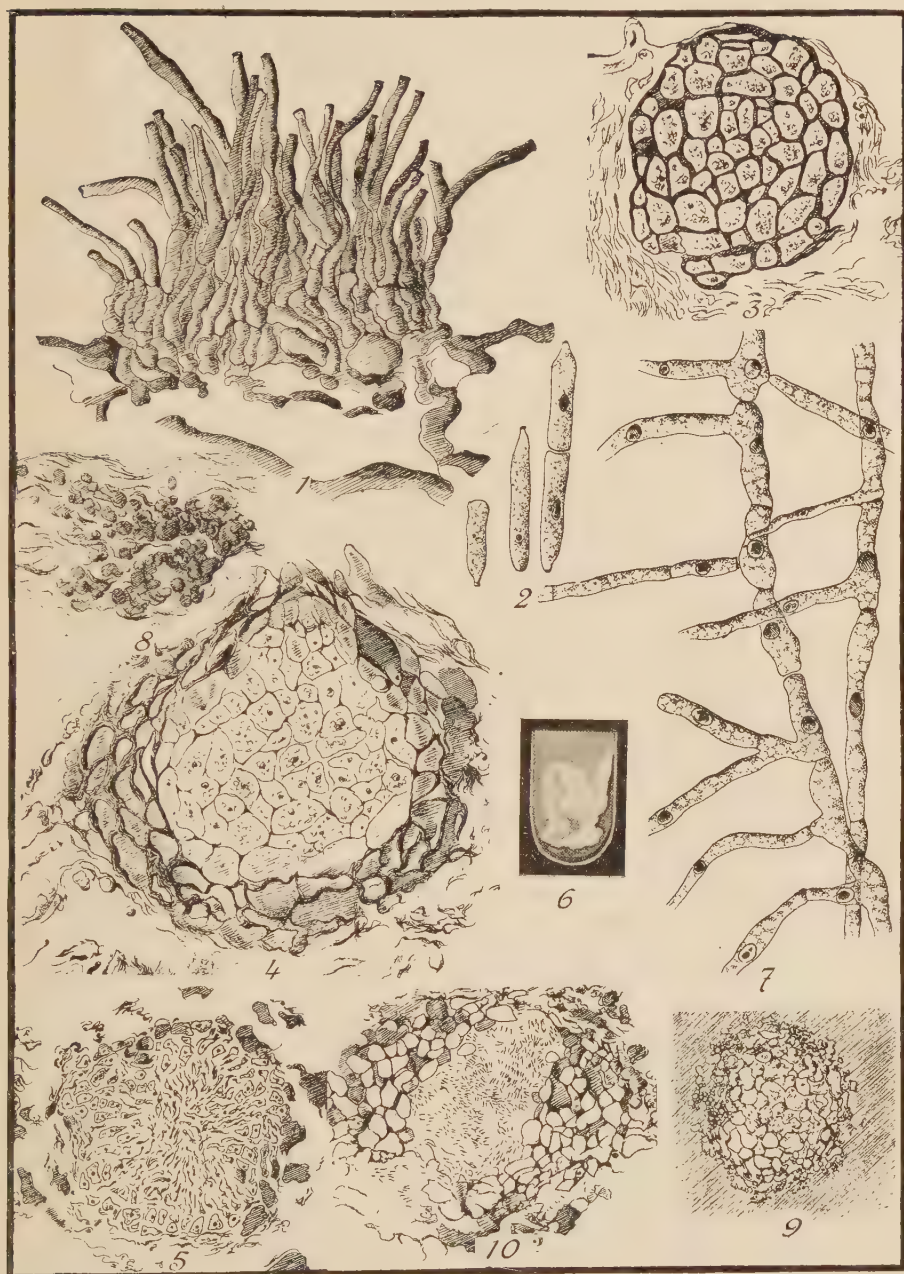


Fig. VI. — *Ramularia Geranii Phæi*. — 1, Conidiophore ; 2, Conidies ; 3-4, Sclérotés ; 5, Pycnides (nature) ; 6, Culture en tube ; 7, Mycélium sur lame ; 8-10, Sclérotés et pycnide (culture). (Gross. : 600, 600, 600, 600, 600, 1, 600, 170, 170, 170.)

prend une teinte rose ou grise. Cultivé sur lames, le Champignon constitue un mycélium abondamment ramifié et cloisonné, renfermant de gros noyaux dans un protoplasme spongieux (fig. 7). Il a, sur presque tous les milieux, une tendance très prononcée à former des *sclérotés*. Leur configuration est en rapport étroit avec leur nutrition. Ils se présentent sous forme de glomérules irréguliers, sur milieux pauvres, par exemple, en présence de glucose 0,1 p. 100 + $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0,1 p. 100 (fig. 8). Sur milieux plus riches, lorsque, par exemple, on remplace le $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ par de la peptone ou de l'asparagine, les contours des sclérotés deviennent sphériques ; mais leur structure reste inaltérable (fig. 9).

Finalement, en augmentant à 1 p. 100 la glucose avec la même dose de peptone, il se dessine, à leur intérieur, un tissu sporigène qui évolue en spores bactériiformes (fig. 10). L'emploi du milieu Sabouraud ou de différents milieux à décoctions n'a pas sensiblement modifié l'aspect de ces carpophores.

Mes cultures m'ont servi, dans la suite, pour des essais d'infection. Les expériences ont été faites, en mars et en avril, sur des pieds empotés de *Geranium Phæum* ; elles ont toujours abouti au succès voulu. Après une période de latence de deux ou trois semaines, ont apparu les premiers symptômes de la maladie, qui a évolué comme dans la nature. Insuccès complet, lorsque j'essayais d'inoculer le Champignon sur *Geranium silvaticum*.

En résumé, mes observations concernant le *Ramularia Geranii Phæi* démontrent que le Champignon, par ses caractères morphologiques et biologiques, se rapproche sensiblement du *Ramularia Geranii silvatici*. L'un et l'autre produisent des conidiophores bruns, massifs, et des sclérotés précoces et nombreux, hibernant les parasites sur les feuilles caduques.

Reste à savoir si les caractères distinctifs, en particulier les dimensions des conidies, suffisent pour maintenir la séparation des deux espèces. MASSALONGO en souligne l'importance ; au contraire TRAVERSO, qui insiste sur la variabilité considérable des conidies dans le *Ramularia Geranii*, est

d'avis différent. Pour trancher la question, j'ai mesuré la longueur de cent conidies du *Ramularia Geranii Phæi*, et

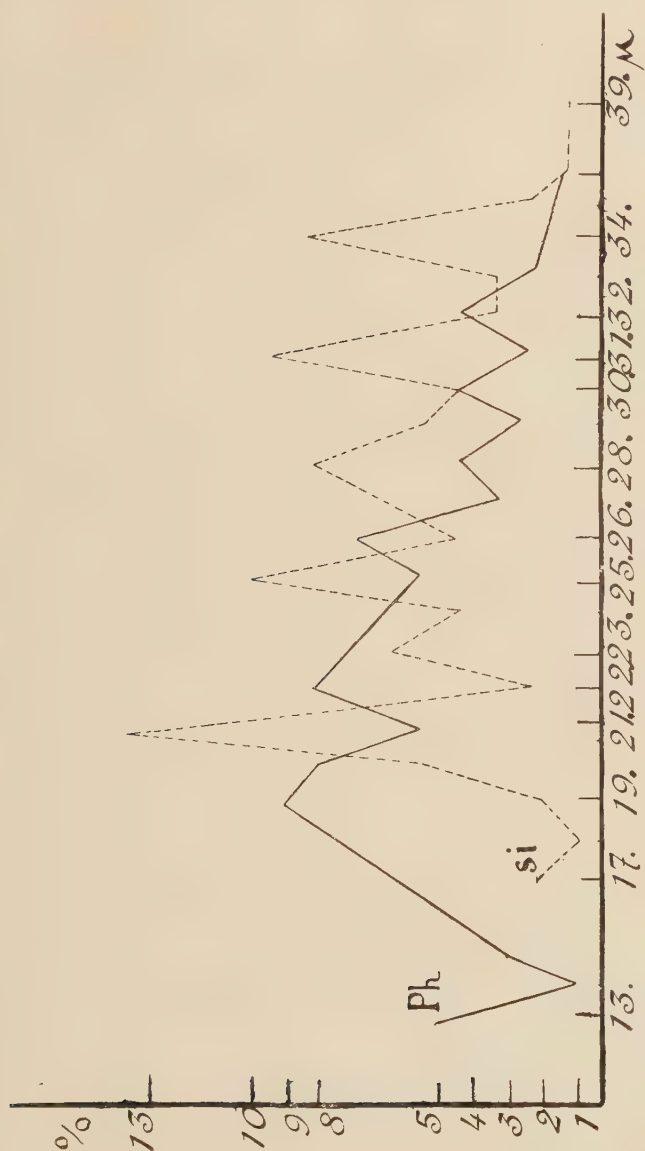


Fig. VII. — Graphiques démontrant le rapport entre la longueur des conidies et leur pourcentage chez le *Ramularia Geranii Phæi* (Ph.) et le *Ramularia Geranii silvatici* (si).

j'ai porté ces valeurs en abscisse, leur pourcentage en ordonnée.

Par ces procédés, j'ai obtenu les résultats suivants : la courbe biométrique du *Ramularia Geranii Phæi* offre une

certaine ressemblance avec celle du *Ramularia Geranii silvatici*, quant à son extension et quant à la présence de plusieurs sommets qui s'abaissent progressivement vers la droite (Fig. VII).

Les deux courbes se distinguent par les caractères suivants : 1^o chez le *R. G. Phæi*, le minimum de longueur des conidies est de 13 μ , chez l'autre de 17 ; 2^o les sommets des courbes biométriques du *R. G. Phæi* sont déplacés à gauche par rapport à ceux du *R. G. silvatici* ; 3^o ces sommets sont moins élevés chez le *R. G. Phæi*.

D'autre part, ces deux races considérées se distinguent à la fois de celles du *R. G. pyrenaici* et du *R. G. pusilli*. Il est particulièrement intéressant de constater que ces deux Champignons présentent entre eux des ressemblances biologiques frappantes (Voir ma publication de 1924). La même remarque s'applique, aussi au *R. G. silvatici* et au *R. G. Phæi*.

De toute façon, en ce qui concerne sa valeur taxonomique, la courbe biométrique des conidies me semble offrir plus d'intérêt que les caractères pathogènes sur lesquels insiste TRAVERSO. Cet auteur trouve que les taches foliaires chez les *Geranium* à petites feuilles sont confinées au sommet des limbes ; au contraire, chez les espèces à grandes feuilles, elles sont disséminées sur toute la surface ; mais il ajoute que tous les stades de transition sont réalisés entre ces deux modalités.

D'autre part, les résultats de mes expériences d'infection, faites avec *Ramularia Geranii Phæi* et sur *Geranium silvaticum* et sur *Geranium Phæum* sont irrécusables.

Tous ces faits démontrent, en résumé, qu'il faut ajouter le *Ramularia Geranii Phæi* comme quatrième race à celles que je viens de décrire.

Si l'on veut constituer en espèce le *Ramularia Geranii Phæi*, il faudrait en faire tout autant pour les trois races considérées. La question serait à discuter.

3. — *Ramularia acris* Lind. (Fig. VIII.)

Un autre groupe intéressant de *Ramularia* a été trouvé sur différentes espèces de *Renoncules*. Mon attention y fut attirée en première ligne par un parasite de *Ranunculus repens*, dont l'étude est encore inachevée.

Puis, j'ai récolté une espèce voisine sur *Ranunculus acer*. Ses caractères correspondaient le mieux à la diagnose de *Ramularia acris* Lind. Pour la détermination, je me suis basé principalement sur la forme et les dimensions des conidies. Néanmoins, les différences de l'espèce considérée avec *Ramularia æquivoca*, parasitant également *Ranunculus acris*, ne sont pas très nettes. Quant aux autres caractères, tels que la forme et la couleur des taches foliaires, résultant de l'infection, puis la structure des conidies (nombre des cloisons et des gouttes d'huile), ils ne peuvent nous fournir de bon critérium spécifique.

Les symptômes de la maladie se manifestent par l'apparition de taches rouge brunâtre sur la face supérieure des limbes. Circulaires au début, elles s'étendent rapidement sur tout l'espace intracostal et présentent alors des contours anguleux. Finalement les plages envahies se fusionnent, et le limbe prend une teinte brun noirâtre uniforme.

L'étude microscopique des taches jeunes m'a montré des quantités de filaments mycéliens, parcourant les tissus. Ces hyphes tuent les cellules envahies en les perçant de leurs suçoirs (fig. 1, Fig. VIII). En même temps, il détruit les chloroplastides, d'où la décoloration jaune des plages infectées.

Finalement le parasite rompt les parois épidermiques, sans profiter des stomates, comme l'a trouvé VOGLINO pour le *Ramularia æquivoca* ; il constitue un faisceau de filaments conidifères non ramifiés produisant des conidies plutôt cylindriques (fig. 2). Dans les tissus dégénérés, les hyphes peuvent se masser en pelotons, situés à l'intérieur des cellules épidermiques (fig. 3).

Les ébauches, ainsi constituées, s'entourent d'une enve-

loppe brune (fig. 4) et évoluent en pycnides. Elles peuvent aussi devenir massives et constituer des sclérotés qui prévalent dans les feuilles hibernées (fig. 5).

Cultivé en tubes, le *Ramularia acris* produit généralement un mycélium épais, cotonneux, blanc ou rose (fig. 6) (1), qui, en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, se transforme en croûte brunâtre ou rosée. Sur milieux à décoctions, l'aspect des colonies reste sensiblement le même.

Cultivé sur lames, le Champignon donne un mycélium grêle, incolore. Ses extrémités fines peuvent se fractionner en conidies, disposées en chaînes (fig. 7), exactement comme l'a déjà figuré VOGLINO pour le *Ramularia æquivoca*.

Ces conidies se retrouvent dans les cultures en tubes, mais on observe en même temps, à l'intérieur de la gélose, des carpophores globuleux correspondant aux pycnides. Ils manquent exclusivement en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Ailleurs, leur structure est plus ou moins évoluée, suivant la composition des milieux.

Les pycnides se rapprochent le plus de l'état normal en présence d'asparagine à 0,1 p. 100 additionnée de glucose à 1 p. 100. Sur ce milieu, on peut suivre leur évolution, pas à pas.

Les ébauches se trouvent en dessous d'une couverture d'hyphes à disposition radiale et se présentent sous forme de pelotons mycéliens constitués de cellules à contenu protoplasmique épais. Entourées d'une enveloppe brune, régulière, les cellules sporigènes se fractionnent en spores bactériiformes (fig. 8).

Je n'ai pu retrouver les mêmes organes sur les autres milieux; seules les géloses à base de peptone offrent de nombreux carpophores, caractérisés par la présence d'une épaisse membrane brune et d'un tissu sporigène de forme normale (par exemple avec glucose à 1 p. 100 et peptone à 0,1 p. 100) (fig. 9). Lorsqu'on décuple la teneur en peptone, le tissu sporigène perd sa forme régulière; il est constitué, à ce moment, de cellules irrégulièrement variqueuses (fig. 10).

(1) Culture en milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,12 et de la peptone à 1 p. 100.



Fig. VIII. — *Ramularia acris*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3-4, Développement des pycnides ; 5, Sclérote ; 6, Culture en tube ; 7, Mycélium et conidies sur lame : 8-10, Pycnides (cultures). (Gross. : 80, 600, 600, 600, 480, 1, 600, 75, 75, 75.)

Quant aux milieux à décoctions, ils ne sont pas préférables aux milieux synthétiques. J'ai trouvé des pycnides de forme régulière et renfermant un tissu sporigène en bon état, exclusivement sur agar de malt, mélangé de deux parties d'agar de salep.

Mes cultures ont été le point de départ pour mes expériences d'infection ; les inoculations des conidies réussissent sur les feuilles de *Ranunculus acer*, mais aussi sur celles de *Ranunculus repens*. Après deux semaines apparaissent des taches jaunes qui brunissent régulièrement et qui donnent finalement les conidies typiques.

Somme toute, mes recherches corroborent certaines observations, faites par VOGLINO sur *Ramularia æquivoca*. Cet auteur signale, ensuite, à l'intérieur de la feuille hibernée, une forme ascosporee qu'il rapproche du *Stigmatea Ranunculacearum* Fries. Sa connexion avec le *Ramularia æquivoca*, difficile à établir, ressortirait de la production de périthèces que VOGLINO prétend avoir observés en milieu artificiel. Étant donné le manque absolu de toute description détaillée et de dessins, à l'appui de cette importante découverte, je la considère avec la plus grande méfiance.

4. — *Ramularia æquivoca*.

(Fig. IX.)

Une espèce différente a été récoltée sur *Ranunculus auricomus*. La présence du parasite se manifeste par l'apparition, sur les feuilles basilaires du *Ranunculus auricomus*, de taches brun foncé. Ces taches s'étendent rapidement sur la majeure partie du limbe, qui se flétrit et se dessèche prématurément ; les feuilles se couvrent ensuite, sur leurs deux faces, d'efflorescences blanches ; au contraire, sur les limbes attaqués partiellement, les efflorescences restent localisées sur la face inférieure.

L'étude microscopique nous révèle, dans les plages mortes, la présence de conidiophores, presque identiques à ceux du *Ramularia acris* (fig. I, Fig. IX). Dans les feuilles mortes, conservées pendant plus d'un an, j'ai repéré de très nombreux sclé-

rotes, remplissant entièrement les tissus décomposés (fig. 2).
Les cultures sur lames sont identiques à celles du *Ramu-*

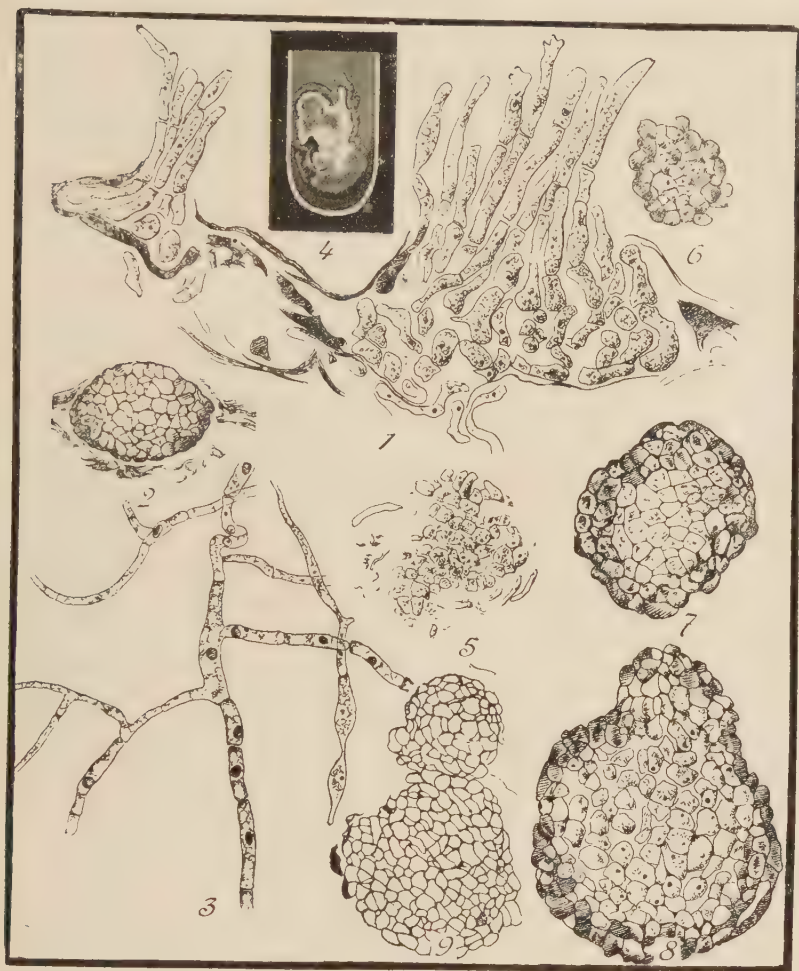


Fig. IX. — *Ramularia æquivoca*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote (nature) ; 3, Mycélium sur lame ; 4, Culture en tube ; 5-9, Glomérules et Sclérotés (cultures). (Gross. : 780, 170, 780, 1, 170, 170, 170, 170, 170.)

laria acris (fig. 3) et donnent également de nombreuses conidies.

La même remarque s'applique aux cultures en tube, caractérisées par la production abondante d'un pigment noir qui imprègne la gélose (fig. 4) (culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à

1 p. 100). D'autre part, le Champignon présente, en milieu artificiel, la même tendance, très prononcée, de constituer des sclérotés, tout comme dans la nature. Réduits à l'état d'ébauches, en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ (fig. 5) (1), ils sont tantôt à contours irréguliers (fig. 6) (2), tantôt régulièrement arrondis (fig. 7) (3) et à enveloppe différenciée. En présence de glucose à 1 p. 100 additionnée d'asparagine à 0,1 p. 100, on observe une certaine différenciation du tissu sporigène (fig. 8). Au contraire, en présence de glucose à 0,1 p. 100 et d'asparagine à 1 p. 100, les carpophores sont réduits à de simples glomérules non différenciés. Enfin sur le milieu *Sabouraud*, les colonies constituent des croûtes cérébroïdes noires, entièrement stériles.

Mes cultures ont été le point de départ de mes expériences d'infection. L'inoculation des conidies sur les feuilles basales du *Ranunculus auricomus* (10 avril) a été suivie des premiers symptômes le 4 mai, sous forme de grandes taches noir foncé. Plus tard apparurent de nombreuses conidies typiques. D'autres feuilles, inoculées avec des conidies du *Ramularia repentis*, sont restées indemnes. Par contre, des infections témoins, faites avec *Ramularia repentis* sur *Ranunculus repens*, ont eu comme résultat l'apparition de taches jaunes, qui, successivement, du bord vers l'intérieur, ont bruni et se sont desséchées ensuite.

5. — *Ramularia Ranunculi flabellati* (4).

(Fig. X.)

Une troisième espèce de *Ramularia*, appartenant au même groupe, a été trouvée en Algérie sur *Ranunculus flabellatus*. Rien de particulier à signaler, ni pour ses caractères pathogènes, ni pour ses caractères morphologiques.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

(3) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

(4) Aucun *Ramularia* n'étant signalé sur *Ranunculus flabellatus*, je donne ce nom provisoire au Champignon, sans vouloir constituer une nouvelle espèce.



Fig. X. — *Ramularia Ranunculi flabellati*. — 1-2, Conidiophores ; 3, Mycélium (nature) ; 4, Culture en tube ; 5, Mycélium sur lame ; 6-7, Sclérotés (en culture) ; 8, Sclérote à spores bactériiformes (en culture). (Gross. : 975, 975, 970, 1, 1700, 475, 475, 475.)

Les conidiophores (représentés par la figure 1, Fig. X) prennent une teinte brune, après la chute des conidies (fig. 2) ; les filaments conidifères disparaissent, et il en subsiste exclusivement le plectenchyme basal ; de ce plectenchyme le mycélium s'étend de plus en plus à l'intérieur des tissus, qu'il momifie entièrement (fig. 3).

Les cultures de cette espèce se distinguent à première vue de celles des autres *Ramularia* isolés de *Renoncules* par leur aspect extérieur. Le mycélium aérien, en forme de croûte verruqueuse, renferme un pigment brun noirâtre et se continue en un mycélium intramatriciel, typique par sa ramification dendritique (fig. 4). Vues au microscope, les hyphes présentent des différences importantes avec celles des tronçons isolés du *Ranunculus acris* et du *Ramularia auricomi* (fig. 5). Les filaments ont une tendance à s'anastomoser et offrent de nombreuses parois transversales, tout à fait comme dans la nature. De place en place, les hyphes s'élargissent et constituent des glomérules dont l'épaisse enveloppe brune voile le contenu.

Des caractères analogues se manifestent sur des cultures en tubes. Le mycélium constitue d'épaisses croûtes brunes qui communiquent leur pigmentation au milieu de culture. Complètement stérile en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, il produit des glomérules irréguliers, visibles à l'œil nu, lorsqu'on prend KNO_3 comme source d'azote (fig. 6) (1) ; leur forme est plus régulière sur milieux peptonisés (fig. 7) (2). En présence d'asparagine, les glomérules à contours irréguliers renferment des spores bactériiformes (fig. 8) (3) ; sur agar de malt, finalement, on trouve des sclérotés de forme irrégulière. Sur agar de *Sabouraud*, le Champignon constitue des croûtes cérébroïdes noires, entièrement stériles.

Il ressort de ce qui précède que chacun des quatre

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

(3) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

Ramularia isolés des différentes *Ranuncules* présente ses caractères spécifiques. Cependant le brunissement du mycélium et la production de glomérules et de sclérotés sont plus accentués chez les espèces qui infectent les *Ranuncules* printanières, dont les feuilles disparaissent à bref délai. On est tenté d'y voir une adaptation à la fragilité de leur substratum. Cette hypothèse est appuyée par le fait que d'autres *Ramularia*,

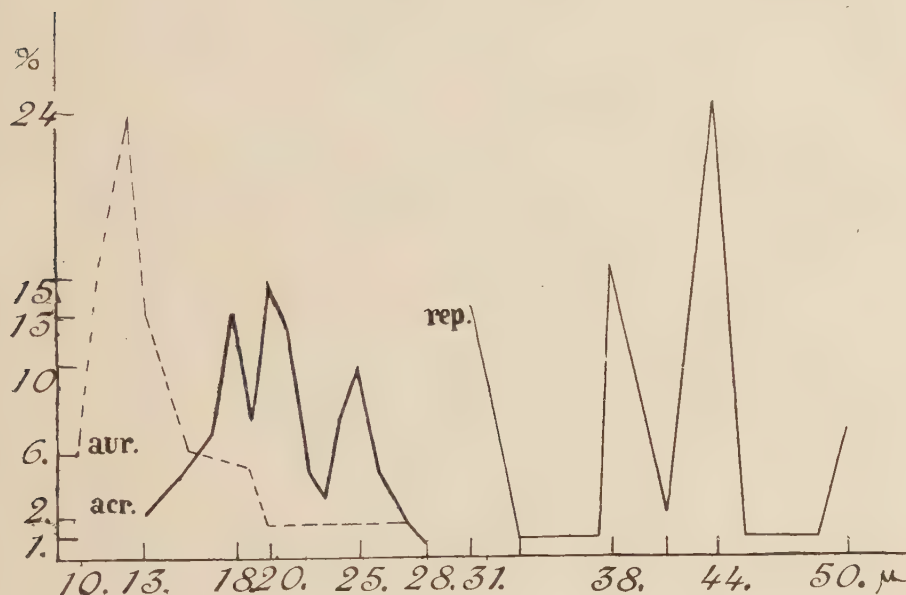


Fig. XI. — Graphiques démontrant le rapport entre la longueur des conidies et leur pourcentage chez les *Ramularia* isolés du *Ranunculus auricomus* (aur.), *R. acris* (acr.) et *R. repens* (rep.).

parasites de feuilles minces, ont la même tendance. Nous y reviendrons dans un chapitre ultérieur.

La question se pose de savoir quelle est la valeur systématique des *Ramularia* étudiés ci-dessus. Pour m'en rendre compte, j'ai tracé des courbes biométriques relatives à la longueur des conidies (Fig. XI). Or, ces courbes, établies pour le *Ramularia repens* d'une part, et celles appartenant au *Ramularia* du *Ranunculus acris* et *auricomus*, de l'autre, se distinguent fondamentalement par le fait suivant : le commencement de la première est situé au delà de la fin des deux autres. Celles-ci sont superposées, tout en offrant des carac-

tères distinctifs très prononcés. La courbe du *Ramularia auricomus* présente un maximum unique de 13 μ ; celle du *Ramularia acris*, trois maxima moins élevés.

Il en résulte que ces deux derniers Champignons sont plus différents les uns des autres que, par exemple, les races du *Ramularia Sambucina*.

A ceci correspond le fait que leurs hôtes respectifs se distinguent par leurs caractères biologiques; l'un est une plante essentiellement printanière, l'autre subsiste pendant toute l'année.

D'autre part, la courbe du *Ramularia repentis*, fondamentalement différente par sa forme et par sa disposition, démontre que celui-ci représente une bonne espèce, nettement distincte des autres *Ramularia*, isolés des *Ranunculus acer* et *auricomus*.

Les *Ramularia* des *Renoncules* n'avaient pas été étudiés jusqu'à présent. Tout récemment STERNON a décrit un *Ramularia* sur *Ranunculus repens*, qu'il a dénommé *Ramularia Ranunculi repentis* Stern.

Il ne peut s'agir, d'après la description de cet auteur, du *Ramularia repentis* Oud, dont je n'ai pas encore achevé l'étude. Je discuterai malgré tout le travail de STERNON, vu que ses conclusions dépassent considérablement le cadre de ses observations et qu'elles s'appliquent au genre *Ramularia* en général.

Parmi ses résultats, STERNON insiste particulièrement sur le fait suivant, auquel se rattachent ses conclusions sensationnelles: il existe dans le genre *Ramularia* une catégorie spéciale de spores, les chlamydospores, peu connues aux auteurs qui l'avaient étudié. A l'appui de sa découverte, il cite les observations de WOLLENWEBER, qui signale ces mêmes chlamydospores dans une série de *Ramularia* étudiés par lui.

Or, la comparaison des espèces traitées par cet auteur avec les espèces parasitaires examinées par ses successeurs nous révèle, chez celles-là, certaines différences fondamentales, morphologiques et biologiques. Parmi les premières, je cite: ramification abondante verticillée des conidiophores, connexion avec des stades ascospores appartenant à des *Hypó-*

créacées. Au point de vue biologique, les espèces de WOLLENWEBER sont caractérisées par le manque de spécialisation et par leur existence saprophytique sur les substratum les plus variés.

Quant aux espèces étudiées par STERNON, il est très difficile de se prononcer sur leur véritable nature. Le seul appareil conidifère, figuré par cet auteur présente une différence importante avec ceux que j'ai observés chez mes *Ramularia*: la ramification des filaments conidifères est radiale.

C'est donc la production de chlamydospores qui a principalement attiré l'attention de cet auteur. Dans la nature, ces organes se forment après les conidies, mais il les a aussi observés en milieu artificiel. Leur présence lui paraît fondamentalement importante et légitimerait la constitution d'un nouveau groupe de *Ramularia*, les *Basidioramularia*. Jusqu'à ce jour, tous les mycologues auraient confondu ces *Basidioramularia* avec des *Basidiomycètes*, en les plaçant parmi les *Ustilaginées* dans le genre *Entyloma*.

STERNON classe dans ce groupe des *Basidioramularia*, outre le *Ramularia* = *Entyloma Ranunculirepentis*, encore le *Ramularia* = *Entyloma Cœnothææ*. Sont annexés également les *Ramularia Armoraciæ* et le *Ramularia variabilis*, produisant des chlamydospores, d'après le dire de STERNON. Il est vrai que toute description et surtout des dessins à l'appui manquent complètement.

De ces résultats, il n'y a qu'une conséquence à tirer : rayer du groupe des *Basidiomycètes* le genre *Entyloma* et considérer comme erronnés tous les résultats de son étude cytologique, preuves évidentes de son attribution aux *Ustilaginées*; le classer dans le genre *Ramularia*, uniquement parce qu'il possède des conidies cylindriques, disposées en chaînes ramifiées.

Ce serait là, à mon avis, et selon l'aveu de STERNON lui-même (1), donner trop d'importance à la forme des conidies, qui ne doit jouer qu'un rôle tout à fait secondaire comme principe de classification.

(1) « Les mêmes formes conidiennes se retrouvent fréquemment dans le cycle évolutif de Champignons supérieurs très distants. »

Reste à savoir ce qu'il faut penser des chlamydospores, trouvées par STERNON chez certains *Ramularia*, et dans la nature et en milieu de culture.

D'après la description de cet auteur, et d'après ses dessins, les faits suivants sont certains : 1^o il existe une connexion réelle entre conidies et chlamydospores ; 2^o ses cultures, issues des unes et des autres, étaient pures.

Ayant passé en revue mes préparations de l'*Entyloma Ficaræ* et les publications très nombreuses sur les *Entyloma*, je crois avoir trouvé la clé de l'énigme. D'une part, les cultures d'*Entyloma* peuvent présenter une certaine ressemblance extérieure avec celles des *Ramularia*. Malgré tout, il n'est venu jusqu'à présent à l'esprit de personne de rapprocher ces deux genres aussi éloignés l'un de l'autre, uniquement d'après l'aspect de leurs cultures.

On sait, d'autre part, depuis longtemps, que la forme et la ramification des conidies dans le genre *Ramularia* et celle qui est réalisée dans le genre *Entyloma* se ressemblent beaucoup : effectivement, certains *Entyloma* émettent par les stomates des conidiophores, producteurs de conidies ramifiées. Personne n'a, pour cette raison, identifié ces deux genres.

Ces faits établis, les conclusions suivantes s'imposent d'elles-mêmes. Ce qu'a étudié STERNON étaient de véritables *Entyloma*. Les ressemblances entre ces deux genres l'ont amené à une regrettable confusion entre le genre *Ramularia* et le genre *Entyloma*.

Mes propres recherches sur le *Ramularia variabilis* démontrent d'ailleurs ce qu'il faut penser des hypothèses invraisemblables de cet auteur ; nulle part, dans des centaines de coupes faites pendant toutes les saisons de l'année, je n'ai pu trouver la moindre trace de chlamydospores.

D'ailleurs, d'après le dire de STERNON lui-même, la présence, chez le *Ramularia*, de sclerotes dérivés de périthèces l'embarrasse beaucoup ; il ne peut en nier l'existence, comme il a vu des glomerules sclerotiformes dans ses propres cultures.

Comment pouvait-il se soustraire à la seule conclusion, compatible avec son hypothèse, qu'un *Ramularia* est à la fois un *Ascomycète* et un *Basidiomycète* ?

L'unique issue, pour sortir de cette impasse, était de s'attaquer à l'interprétation que j'avais donnée des sclérotés, et qu'il qualifie de « spéciale et inattendue ». Cette critique est totalement inexacte. L'étude attentive de travaux de KLEBAHN et de LAIBACH lui aurait montré infailliblement que les mycologues sont d'accord depuis longtemps sur cette interprétation.

Reste à débattre un dernier point : que faut-il penser des glomérules, trouvés par STERNON dans ses cultures d'*Entyloma*? Leur présence ne m'étonne pas, de pareils organes végétatifs étant connus chez des Champignons appartenant aux groupes les plus divers.

Cette longue controverse n'était pas inutile, malgré sa stérilité ; elle nous montre quelle peut être l'origine d'une erreur aussi fondamentale que celle de STERNON. Sans vouloir l'excuser, je l'attribue principalement à l'imprécision des diagnoses de genres dans nos traités mycologiques.

6. — *Ramularia variabilis* Fuck.

(Fig. XLI, 1, 2.)

Mes efforts pour découvrir la forme parfaite du *Ramularia Geranii* sont jusqu'à présent demeurés infructueux ; j'ai été plus heureux, sous ce rapport, pour le *Ramularia variabilis*.

Voici, en résumé, les résultats de mes recherches relatives à cette espèce (Voir *Annales des Épiphyties*, 1926).

Le parasite, ayant pénétré par la voie des stomates dans les tissus foliaires de son hôte, la Digitale pourpre, les tue immédiatement ; puis il produit ses conidiophores à l'intérieur des cavités stomatiques, en perçant le canal ostiolaire ; plus tard, au contraire, il traverse directement l'épiderme.

Le Champignon ayant végété pendant tout l'été, à l'aide de son mycélium et des conidies, continue à produire des conidiophores pendant les périodes chaudes et pluvieuses de l'hiver ; mais il forme aussi des sclérotés qui fonctionnent en organes d'hibernation par excellence et qui donnent, au prin-

temps, de nouvelles conidies sur leurs parties apicales. On trouve moins fréquemment des pycnides.

L'évolution de ces organes est pareille à celle que j'ai observée chez le *Ramularia Sambucina* : le tissu sporigène est constitué de filaments variqueux, qui peu à peu se fractionnent en articles uninucléés.

On découvre, enfin, à l'intérieur des débris hibernés, une quatrième catégorie d'organes : ce sont les périthèces : leurs ébauches se distinguent des jeunes sclérotés par l'absence originelle d'une membrane brune et par la présence d'un ascogone, producteur d'hyphes ascogènes et d'asques. Leur maturation dépend d'ailleurs d'une série de conditions, rarement réalisées dans la nature. Les périthèces mûrissent exclusivement lorsque les feuilles hibernées, jonchant le sol, sont protégées contre une décomposition trop rapide par une couverture de feuilles mortes.

Il résulte de cette observation importante que l'absence de périthèces à l'intérieur de feuilles, hibernées dans des conditions artificielles, ne prouve nullement leur non-existence.

Les cultures du parasite, soit conidigènes, soit ascogènes, donnent des conidies et des sclérotés. Ces sclérotés, plus rares que les conidies, se développent mieux sur azote organique que sur azote minéral ; ils atteignent leur taille maxima sur certains milieux à décoctions. Les colonies sont caractérisées par leur pigmentation violette, qui vire, par toute la gamme des nuances, du violet brunâtre au rose brunâtre et au rose.

Exceptionnellement deux teintes peuvent être réalisées dans une même colonie. Ceci est le cas d'une culture ascogène que j'ai obtenue en milieu à peptone. Le centre de la colonie, où s'est maintenue la couleur violet brunâtre primitive, est entouré d'une marge rose d'où exsudent de nombreuses gouttelettes rouge-carmin (fig. 1, Fig. XLI).

J'ai fait, d'autre part, une observation intéressante sur une autre colonie, poussée également en milieu à peptone, mais, cette fois-ci, conidigène. Primitivement d'un bleu violet, elle était devenue rose par une culture prolongée en présence

de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (fig. 2). Or, cette culture s'est maintenue dans la suite, même lorsque je l'ai repiquée sur un milieu favorable à la production du pigment violet.

En coupe, les colonies roses se distinguent des colonies normales par la présence, à leur surface, d'un plectenchyme massif, constitué d'hyphes extrêmement fines et incolores. J'attribue ces altérations anormales à une dégénérescence du parasite, due aux influences nocives du sel d'ammonium.

Cette même dégénérescence des colonies roses s'est manifestée lors de mes expériences d'infection. L'inoculation des feuilles de digitale avec ces colonies est toujours inopérante, tandis qu'elle réussit facilement avec des colonies normales violettes, soit conidigènes, soit ascogènes.

7. — *Ramularia Lysimachiae* v. Thum. (Fig. XII et XL, 3-6.)

Parmi les espèces produisant des périthèces, il faut classer, selon LAIBACH, le *Ramularia Lysimachiae*. Cet auteur en a décrit la forme parfaite, et il a pu la rattacher, par tous les stades de transition, aux sclérotés. Je n'ai pu observer des périthèces, faute de matériel suffisant.

Le parasite se trouve sur *Lysimachia vulgaris* ; il produit, sur ses feuilles, des taches circulaires qui s'agrandissent et qui confluent finalement. La teinte brun clair de ces plages desséchées tranche nettement sur le fond vert du limbe.

Les conidiophores, produits sur leur face inférieure, sont extrêmement petits et visibles seulement à la loupe ; ils se présentent sous forme de nombreux minuscules flocons blancs d'une nuance bleuâtre.

Au microscope, le parasite offre une structure qui correspond tout à fait à son aspect extérieur : le conidiophore se constitue à partir d'un glomérule minime, remplissant une cellule épidermique. Sis sur ce glomérule, les filaments conidifères s'allongent et percent directement l'épiderme. Chacun d'eux, muni d'un callus apical, produit une seule conidie (fig. 4, Fig. XII).

Tous ces caractères correspondent également à ceux du

Ramularia Lysimachiarum décrit par LINDROTH. La nécessité de constituer une nouvelle espèce ne s'imposait pas, à mon avis.

Le mycélium du parasite, extrêmement fin, se détache à peine des débris nécrosés qui l'entourent ; il est, par conséquent, très difficile de le mettre en évidence.

Bien plus saillants sont les sclérotés qu'on trouve en grand nombre dès la disparition des conidiophores (fig. 2). Ces organes présentent une différenciation nette entre la partie centrale et la partie apicale ; les deux sont constituées de petites cellules se détachant de la partie périphérique à grandes cellules, distincte à son tour de l'enveloppe foncée.

Lorsqu'on maintient ces sclérotés en plein air pendant l'hiver, on peut observer leur maturation dès le mois de mai. La partie apicale perce la surface foliaire et constitue une touffe de filaments grêles, analogues aux filaments conidiifères des conidiophores (fig. 3).

J'ai ensuite trouvé des pycnides correspondant à ce que ALLESCHER a décrit sous le nom de *Phyllosticta Lysimachiae* (pycnospores de 3-4 μ de longueur). Leur connexion avec les autres carpophores du *Ramularia Lysimachiae* est démontrée par mes cultures.

J'ai cultivé le *Ramularia Lysimachiae* sur différents milieux artificiels. Le mycélium présente des caractères voisins de ceux qu'il offre dans les conditions normales ; il est constitué de cellules riches en protoplasme, renfermant des noyaux volumineux (fig. 4). Les conidies, produites sur les parties anciennes des colonies, bourgeonnent les unes sur les autres et sont légèrement supérieures comme dimensions à celles qu'on trouve dans la nature (fig. 5).

Cultivé en tubes, le parasite présente une particularité très frappante (fig. 6) (1). Le mycélium intramatrix communique au milieu de culture une pigmentation violette très intense, tandis que le mycélium aérien a une teinte grise. Suivant la composition du milieu, ce pigment vire tantôt au bleu, tantôt au rose.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

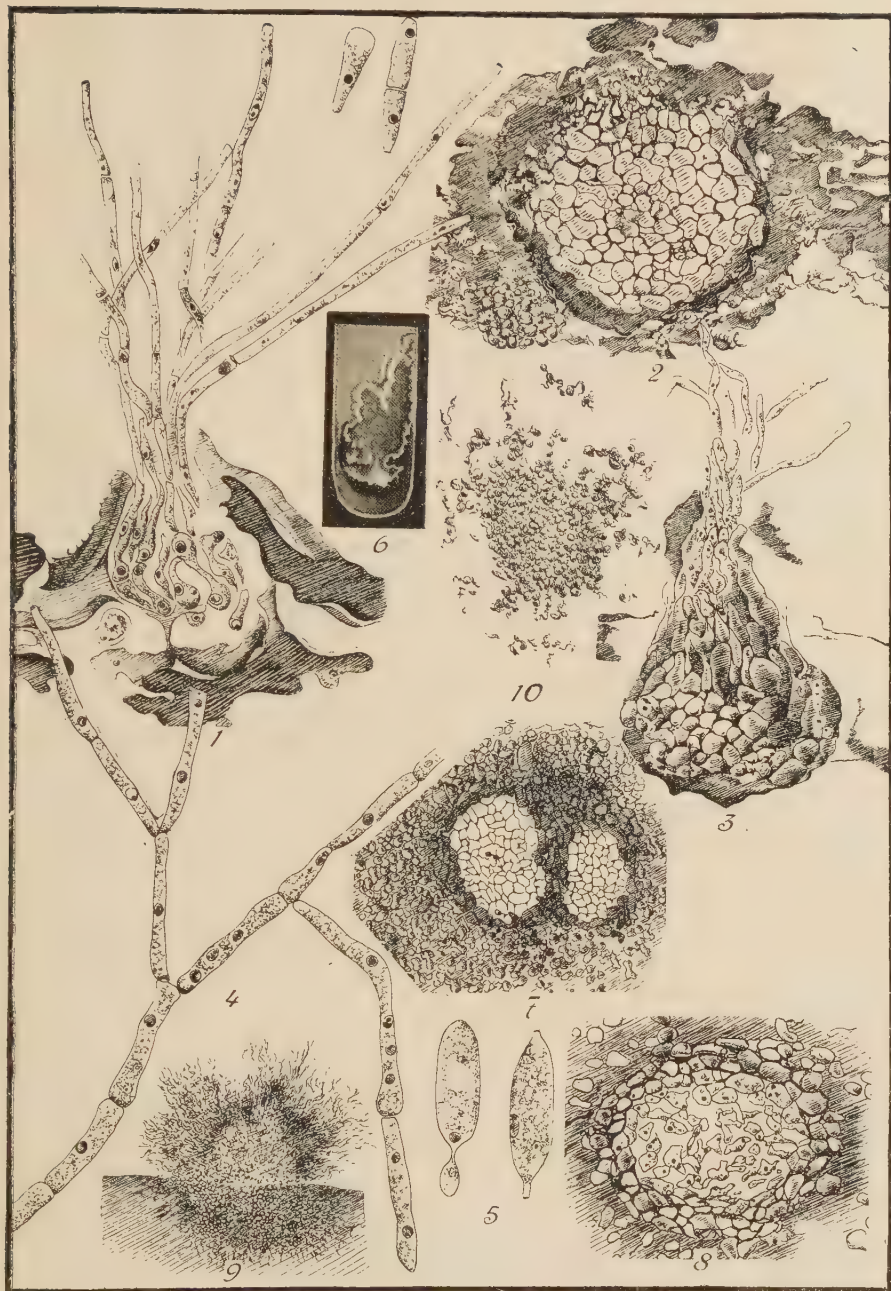


Fig. XII. — *Ramularia Lysimachiae*. — 1, Conidiophore ; 2-3, Sclérote (nature) ; 4-5, Mycélium et conidies sur lame ; 6, Culture en tube ; 7-10, Glomérules, sclérotés et pycnide (culture). (Gross. : 560, 350, 350, 560, 560, 1, 350, 350, 160, 160.)

Ainsi, en présence de $(\text{N}^4\text{H})^2\text{SO}^4$, il prend une nuance franchement rose, et la couleur violette se maintient exclusivement sur les petites colonies, de même que sur le liséré des colonies adultes (fig. 3, Fig. XL); il vire au bleu-horizon en présence de peptone (fig. 4), au mauve en présence de KNO^3 (fig. 5), au gris bleuâtre en présence d'asparagine (fig. 6). La surface de la gélose prend un aspect nacré, typique pour beaucoup de cultures sur asparagine.

Le milieu imprime donc aux colonies du *Ramularia Lysimachiae* des teintes analogues à celles du *Ramularia variabilis*. Mais toutes ces réactions se présentent ici avec plus de précision.

Mes efforts d'influer sur la production du pigment, en modifiant la réaction du milieu, ont été voués à un échec; ni l'incorporation à la gélose solidifiée d'acide tartrique de 0,05 à 1 p. 100, ni l'alcalisation par NaOH $\frac{1}{10}$ n n'ont eu le moindre effet.

On pourrait songer à modifier la pigmentation par l'action de la lumière. Voici ce que j'ai pu constater à ce sujet: les cultures développées en chambre noire présentent toujours une teinte plus foncée que celles qui ont poussé à la lumière. La lumière entrave donc plutôt le développement du Champignon.

Cette remarque s'applique non seulement à la pigmentation des colonies, mais aussi à la structure des organes, qui sont toujours mieux développés à l'obscurité.

En voici la preuve: en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 0,1 p. 100, les cultures éclairées du *Ramularia Lysimachiae* produisent des sclérotés intramatricaux nombreux, mais massifs (fig. 7). Lorsqu'on maintient ces mêmes cultures à l'obscurité, le nombre des sclérotés augmente davantage, et en même temps il se dessine à leur centre une cavité, renfermant un tissu sporigène (fig. 8).

Sur d'autres milieux, au contraire, les sclérotés restent rudimentaires. En présence d'une quantité diminuée de glucose (0,1 p. 100) et d'une concentration plus élevée de peptone (1 p. 100), ils sont réduits à des glomérules qui naissent

exclusivement à la surface du milieu (fig. 9) ; enfin, avec des doses, soit sous-optimales, soit suroptimales, et de peptone, et de glucose, leurs contours deviennent irréguliers.

Parmi les autres matières azotées, l'asparagine (fig. 10), le sulfate d'ammonium, puis le nitrate de potassium, sont également défavorables à leur production.

Pour vérifier la pureté de mes cultures, j'ai fait des inoculations sur des pieds de *Lysimachia vulgaris* empotés.

Des gouttelettes d'une suspension de spores, extraites de mes cultures, en mai 1926, ont été déposées sur des feuilles récemment épanouies. Quelques jours plus tard, les plages inoculées se sont contractées et se sont desséchées finalement. Aucun nouveau symptôme n'est venu se présenter pendant des semaines ; j'attribue ce fait à la sécheresse de cette époque. Puis, après une période de pluie, se sont formés subitement les conidiophores sur la face inférieure du limbe.

De cette expérience, je tire les conclusions suivantes : la nécrose des tissus, ne peut être l'œuvre du mycélium, pénétré à l'intérieur de la feuille, car elle suit de trop près l'inoculation et s'étend *de suite* sur *tout* l'espace couvert par la suspension sporifère. Le fait même, d'être limitée par l'étendue de cette suspension, démontre que la nécrose est due à un produit sécrété par les hyphes, peut-être au pigment lui-même. Autrement dit : le parasite détruirait les tissus par ses sécrétions pour y pénétrer ensuite.

Cette hypothèse est confirmée par une observation analogue que j'ai faite sur le *Ramularia variabilis*. Cette espèce produit aussi un pigment violet qui peut disparaître par la culture prolongée sur certains milieux (Voir p. 146). Or, ces cultures dépigmentées perdent également leur faculté d'infecter la Digitale.

Après les espèces qui produisent conidiophores, pycnides, sclérotés et périthèces, j'en étudierai d'autres à cycle évolutif réduit, dépourvues de périthèces. Dans beaucoup de cas,

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

l'absence de périthèces s'explique par le fait que leur maturation dépend d'une série de conditions plus ou moins spéciales.

Je l'ai démontré pour le *Ramularia variabilis*.

Néanmoins, cette interprétation ne peut, à mon avis, s'appliquer à la totalité des cas. L'impossibilité de trouver des périthèces tient, très souvent, à leur avortement définitif, dû à la nature même de leur substratum. Ce fait me semble réalisé, lorsque le parasite vit sur des feuilles minces qui dépérissent à bref délai. Les périthèces, organes à évolution lente, n'atteignent pas leur maturité dans les matières foliaires caduques. Or, les espèces en question présentent la particularité intéressante de *remplacer les périthèces par des sclérotés et des pycnides, organes à développement rapide, plutôt adaptés aux feuilles minces.*

8. — *Ramularia Lampsanæ* Desm.

Comme prototype de cette catégorie biologique, j'ai signalé le *Ramularia Lampsanæ*. (*Annales des Épiphyties*, 1926). Cette espèce produit un mycélium très fin, qui vit dans les espaces intercellulaires, sans léser les cellules. Le parasite pénètre dans la cavité sous-stomatique, où il mûrit très rapidement ses conidiophores. Jusqu'à ce moment, les tissus ne montrent aucun symptôme de dégénérescence, mais la production abondante des conidiophores amène finalement l'obturation des cavités stomatiques et, par là, la flétrissure et la dessiccation des limbes. Dès lors, le Champignon perce de ses suçoirs les cellules du mésophylle et constitue, avant la dessiccation complète de la feuille, des quantités de sclérotés; ceux-ci restent massifs ou bien se transforment en pycnides.

La tendance très accentuée du *Ramularia Lampsanæ* de produire des pycnides et des organes de conservation se manifeste aussi en milieu de culture. Sur lames, il donne, par exemple, des chlamydospores de forme irrégulière (1).

D'autre part, j'ai constaté que ses colonies sont de petite

(1) Ces chlamydospores n'ont d'ailleurs rien de commun avec celles signalées par STERNON dans son groupe des *Bandroramularia*.

taille et de croissance lente. Il semble donc que le *Ramularia Lampsanæ* s'adapte moins bien au milieu artificiel que les autres espèces, en raison de son parasitisme plus accentué.

Un autre cas, d'une espèce sensible aux influences nocives du milieu de culture, est représenté par le *Ramularia Adoxæ*.

9. — *Ramularia Adoxæ** Rabenh.

Voici, brièvement résumées, mes observations déjà exposées en 1924. La culture du Champignon réussit, à condition de prélever les conidies le jour même où elles se sont formées sur les feuilles infectées. Plus tard, le parasite est supprimé par des saprophytes concurrents. Tout comme chez le *Ramularia Lampsanæ*, ses conidiophores se constituent principalement sur les feuilles vertes, et leur production s'épuise dès que le limbe commence à se dessécher ; ils sont remplacés de bonne heure par les sclérotés dont l'abondance confère une teinte foncée à la feuille morte. Dans certains cas, les sclérotés présentent, à leur intérieur, une certaine différenciation ; on y trouve des cellules allongées, plurinucléées et riches en protoplasme. J'ai des raisons pour croire qu'il s'agit d'un ascogone et que le sclérote correspond à une ébauche de périthèce ; cette interprétation est corroborée par le fait que la partie apicale du sclérote peut s'allonger en col. Mais le développement des ébauches s'arrête toujours à ce stade initial. Le principal rôle des sclérotés est, comme ailleurs, d'hiverner le Champignon et de produire des conidies au printemps.

Dans la même série que le *Ramularia Lampsanæ* et le *Ramularia Adoxæ*, on peut classer deux autres *Ramularia*, parasitant également des feuilles minces : l'un, le *Ramularia Prenanthis*, vit sur *Prenanthes purpurea* ; l'autre, le *Ramularia Cicutæ*, infecte *Phellandrium aquaticum*.

10. — *Ramularia Prenanthis* Jaap.

(Fig. XIII.)

J'ai récolté cette espèce, au mois d'août, dans les forêts vosgiennes, où elle produit sur les feuilles de *Prenanthes purpurea* des petites taches circulaires, jaunâtres, à liséré purpurin. Leur face inférieure se couvre d'un duvet grisâtre qui se confond avec la teinte glauque du limbe. Le mycélium est caractérisé par son protoplasme épais et la grandeur des noyaux ; il rompt directement l'épiderme (fig. 1, Fig. XIII). Les conidiophores rudimentaires sont constitués de quelques filaments entrelacés en un peloton lâche. Au sommet de ces filaments se produisent des conidies en forme de fuseaux bicellulaires (fig. 2), mesurant 20 μ en moyenne.

On trouve, en outre, dès le mois de septembre, à l'intérieur des plages nécrosées, des quantités de pycnides. Leurs enveloppes, à peine délimitées des tissus nécrosés, renferment un tissu plectenchymateux, constitué de cellules irrégulièrement polygonales (fig. 3). Elles mûrissent dès le début de l'hiver et produisent de nombreuses petites pycnosporos ovales de 2 μ de longueur ; en même temps, l'enveloppe s'épaissit (fig. 4). On ignorait l'existence de ces pycnides, appartenant au *Ramularia Prenanthis*.

Je passe à l'étude des cultures en milieu artificiel. Cultivé sur lames, le mycélium présente le même aspect qu'à l'intérieur des feuilles (fig. 5). Il produit, sur ses parties anciennes, des conidies identiques à celles que je viens de figurer.

Les colonies, formées sur milieux synthétiques, se présentent sous deux aspects différents. Tantôt ce sont des touffes grises cotonneuses (en présence de glucose à 0,1 p. 100) (fig. 6), tantôt des croûtes noirâtres (en présence de glucose à 1 p. 100) (fig. 7).

Tout comme dans le *Ramularia Lamprosanæ* et *Adoxæ*, le *Ramularia Prenanthis* manifeste en culture une tendance très prononcée à produire des pycnides. On les trouve sur presque tous les milieux ; leur degré d'évolution dépend essentiellement de leur nutrition. Sur milieux renfermant de la glu-

cose à 0,1 p. 100, et de l'asparagine à 1 p. 100, il n'y a que des

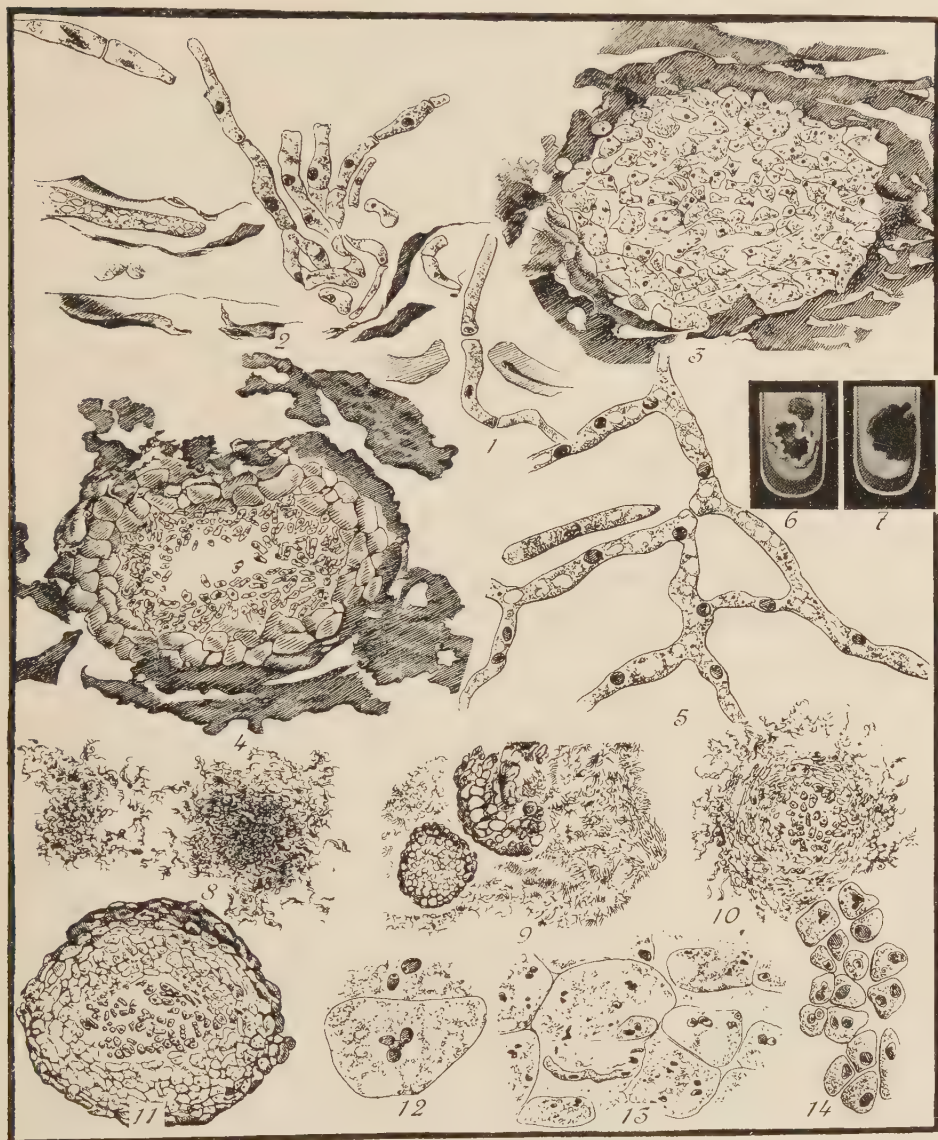


Fig. XIII. — *Ramularia Prenanthis*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3-4, Pycnides (nature) ; 5, Mycélium sur lame ; 6-7, Cultures en tubes ; 8-11, Sclérotés et pycnides ; 12-14, Évolution du tissu sporigène (cultures). (Gross. : 1130, 1130, 650, 650, 1130, 1, 1, 240, 410, 240, 1130, 860, 860.)

glomérules rudimentaires sans différenciation (fig. 8). Au contraire, sur gélose avec 1 p. 100 de glucose et 0,1 p. 100

d'asparagine, le tissu sporigène, relativement peu différencié, se dessine au centre de l'organe.

En ce qui concerne la peptone, elle semble, par son influence morphogénique, supérieure à l'asparagine. Il y a des glomérules de forme plus ou moins régulière en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100 (fig. 9). L'augmentation à 1 p. 100 de la glucose exerce un effet favorable sur la différenciation du tissu sporigène; finalement, sur glucose à 1 p. 100 et peptone à 1 p. 100, ces ébauches sont plus nombreuses, et leurs enveloppes sont confluentes. Des observations analogues ont été faites sur des milieux à $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$.

Enfin, sur gélose à base de KNO_3 , les pycnides atteignent un degré de développement tout à fait comparable à celui qui est réalisé en milieu naturel; même en présence de doses sous-optimales (0,1 p. 100 de glucose et 0,1 p. 100 de KNO_3) (fig. 10), les différentes parties constitutives des pycnides sont nettement dessinées; elles atteignent leur plein développement en présence de glucose à 1 p. 100 et de KNO_3 à 1 p. 100; les enveloppes, externe et interne, se détachent bien du tissu sporigène au centre (fig. 11).

J'ai profité de l'abondance des pycnides sur ces milieux pour faire quelques observations relatives à la sporogenèse. Le tissu sporigène est constitué, à un état précoce de son évolution, par des cellules de grande taille, entourées de membranes très minces et renfermant, au centre, un groupe de noyaux (fig. 12). Ces derniers se divisent activement et se placent, toujours par paires, dans les angles des cellules. Puis, par un nouveau clivage, se délimitent des petites cellules polygonales, binucléées (fig. 13). Celles-ci, après un cloisonnement réitéré, se fractionnent en éléments disposés en groupes réguliers (fig. 14), qui rappellent les tétrades des cellules génératrices des *Phanérogames*. Ils évoluent en pycnosporos par un clivage définitif.

11. — *Ramularia Cicutæ* Karst.
(Fig. XIV.)

J'ai récolté le *Ramularia Cicutæ* sur *Phellandrium aquaticum*, dans un marécage aux environs de Bellème (Basse-Normandie). Les pinnules, recroquevillées par l'action parasitaire, tournaient vers le haut leur face inférieure, toute saupoudrée de conidies. Les feuilles, ainsi infectées, se fanaient rapidement.

L'observation microscopique m'a révélé que les tissus foliaires sont entièrement momifiés par le mycélium du parasite. Sur les hyphes végétatives renflées s'élève un faisceau de filaments conidifères, constituant un conidiophore, réduit au dernier degré. Les extrémités dichotomes de ces filaments présentent une papille de déhiscence, de laquelle se sont détachées les conidies. Celles-ci sont de forme très variable, tantôt globuleuses et unicellulaires, tantôt allongées et bicellulaires (fig. 1, Fig. XIV).

Cultivées sur lames, les conidies donnent un mycélium très ramifié, à cellules polynucléées, tout comme dans la nature. Il offre la particularité intéressante de présenter des renflements globuleux, comparables à ceux qu'on trouve à l'intérieur des feuilles ; de ce mycélium naissent des conidies uni ou bicellulaires, peu différentes des parties purement végétatives (fig. 2).

Cultivé sur gélose, le Champignon donne des colonies petites au début, mais qui s'agrandissent au cours des repiquages sur milieux frais. Constituées d'un mycélium aérien cotonneux, gris ou blanc, et entourées d'un bord gris noirâtre granuleux (fig. 3), elles rappellent beaucoup, comme aspect, les colonies du *Ramularia Prenanthis*.

La zone granuleuse, périphérique, est formée principalement de sclérotés, fréquents sur tous les milieux. La nutrition détermine leur degré de différenciation, comme chez le *Ramularia Prenanthis*.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

D'une manière générale, les sclérotés préfèrent l'azote minéral à l'azote organique ; ni sur peptone, ni sur asparagine, leur partie centrale ne renferme de tissu sporigène. L'enveloppe est toujours mieux développée sur glucose à 1 p. 100 qu'avec glucose à 0,1 p. 100 ; en présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine à 1 p. 100, elle devient même prédominante, et les pycnides se fusionnent en un plectenchyme brun homogène.

Mêmes observations sur azote minéral, qui agit aussi sur la différenciation de l'enveloppe. Prenons, comme exemple, les milieux à $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. En présence d'une dose sous-optimale à 0,1 p. 100 de ce sel et de glucose à 1 p. 100, l'enveloppe reste incomplète (fig. 4). Au contraire, avec $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100 et glucose à 0,1 p. 100, elle est normalement constituée (fig. 5). Les sclérotés atteignent leur plus haut degré de différenciation en présence de 1 p. 100 de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ et de 1 p. 100 de glucose (fig. 6). Des observations analogues s'appliquent aux milieux à KNO_3 .

Bref, la tendance du *Ramularia Cicutæ* à former des sclérotés est très prononcée sur tous les milieux, quelle qu'en soit la composition. Même la glucose ne semble pas indispensable à ces organes, vu le fait qu'on peut la remplacer partiellement ou totalement par de l'amidon.

Il est d'autant plus surprenant de constater que certains milieux à décoctions conviennent moins au parasite que les milieux synthétiques. Les sclérotés s'y réduisent à l'état de glomérules (fig. 7) (1).

Il ne m'a pas été possible de mettre en évidence les sclérotés à l'intérieur des feuilles hibernées, vu leur fragilité. On a signalé un *Phyllosticta Cicutæ*, dont les ébauches pourraient correspondre à celles que j'ai observées dans mes cultures.

Le groupe biologique, comprenant les *Ramularia Adoxæ*, *Lampsanæ*, *Prenanthis* et *Cicutæ*, présente donc les caractères communs que voici : production rapide de l'appareil coni-

(1) Culture sur décoction de Carotte gélosée.

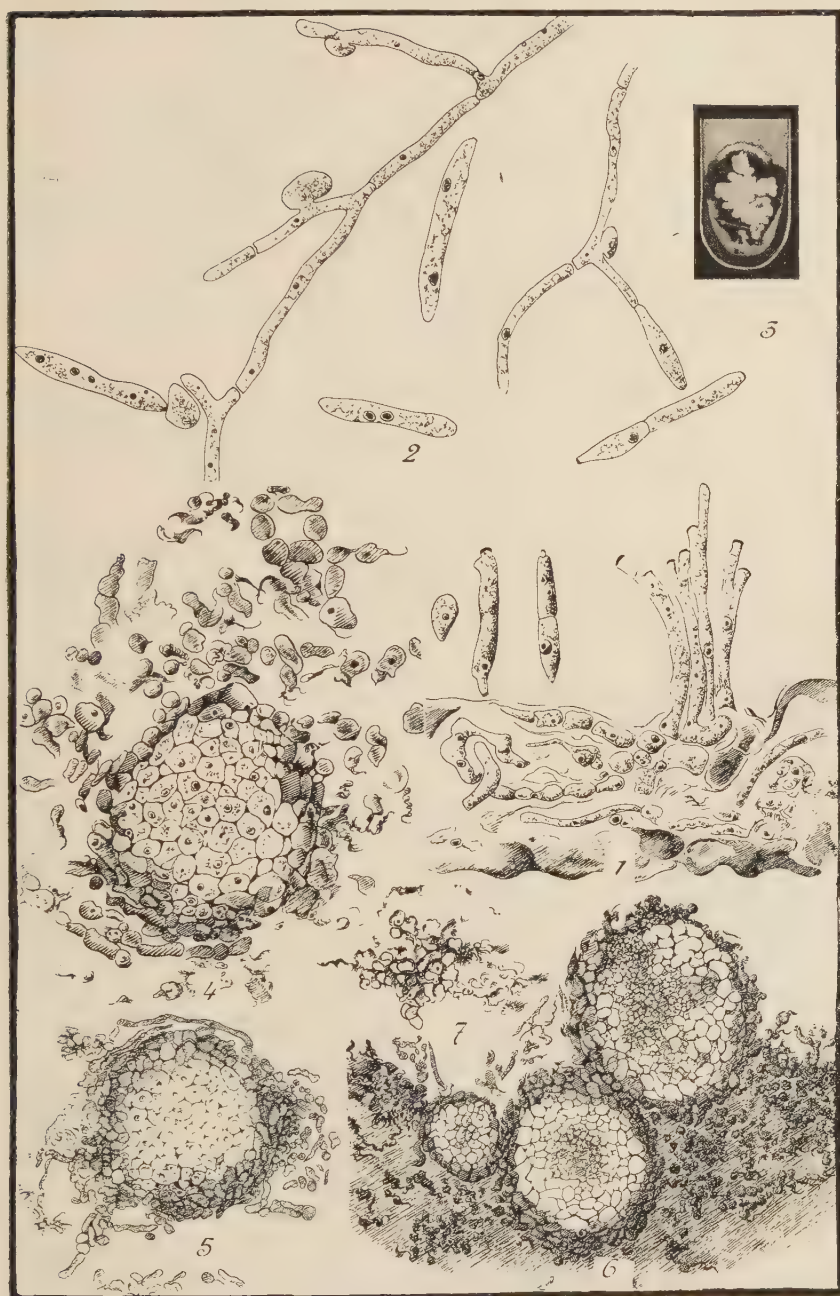


Fig. XIV. — *Ramularia Cicutæ*. — 1, Conidiophore et conidies (nature) ; 2, Mycélium et conidies sur lame ; 3, Culture en tube ; 4-7, Sclérotés (cultures). (Gross. : 730, 730, 1, 250, 166, 90, 160.)

diffère, d'une structure plus ou moins simplifiée ; formation abondante de sclérotés en milieux artificiels et en milieux naturels.

Il est logique d'attribuer ces particularités aux conditions spéciales dans lesquelles vivent ces espèces.

Un autre groupe, à l'étude duquel je passe à présent, est caractérisé par ses réactions très différentes : absence complète de sclérotés et abondance d'un mycélium végétatif. Ce groupe comprend *Ramularia Leonuri* et *Ramularia Heraclei*, à mycélium blanc ou rose ; puis le *Ramularia calcea* à mycélium gris.

12. — *Ramularia Leonuri* Sorok.

(Fig. XV.)

Le *Ramularia Leonuri* habite de préférence les feuilles inférieures du *Leonurus cardiaca*, où il produit de petites taches anguleuses d'un brun rougeâtre ; des feuilles basales, toutes saupoudrées de conidies, la maladie progresse vers les feuilles supérieures. Les touffes de conidiophores, limitées au début aux taches foliaires, s'étendent ensuite sur toute la surface des feuilles mortes.

Le hasard m'a permis d'observer le développement initial du parasite. Son filament germinatif s'étend d'abord du côté supérieur de l'épiderme foliaire ; puis, arrivé au niveau d'une cellule stomatique, il s'insinue immédiatement à l'intérieur du mésophylle (fig. 1, Fig. XV).

Les stomates constituent également des portes de sortie des conidiophores : ceux-ci se massent en faisceaux dans la cavité stomatique, pour s'infiltrer ensuite dans le canal ostiolaire (fig. 2). Arrivés à la surface de l'épiderme, ils s'étalent en gerbes et produisent de nombreuses conidies (fig. 3) disposées en chaînes (fig. 3, à droite).

Comme organes d'hibernation, le parasite possède des sclérotés, produisant dans leur intérieur des spores bactéri-formes ; dans d'autres cas, ces sclérotés restent massifs. J'ai figuré, par le dessin 4, leur état printanier, tel qu'on le trouve au mois de mars. A ce moment, on voit s'enrichir en proto-

plasma les cellules constituant l'ostiole du sclérote; puis



Fig. XV. — *Ramularia Leonuri*. — 1, Mycélium; 2-3, Conidiophores et conidies; 4., Sclérote (nature); 5, Mycélium sur lame; 6, Culture en tube. (Gross.: 750, 750, 750, 340, 750, 1.)

elles s'allongent en filaments et rompent ainsi l'enveloppe brune qui les renfermait primitivement.

Sur lames, le Champignon produit un mycélium large, variqueux, à gros noyaux ; ses parties anciennes donnent des conidies, disposées en chaînes, tout comme dans la nature (fig. 5).

En tubes, les colonies présentent un aspect très particulier ; elles constituent une pellicule fortement plissée, se creusant à l'intérieur de la gélose (fig. 6) (1). Leur surface est rose et glabre, notamment en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$, ou bien elle est blanche et pulvérulente sur KNO_3 et sur asparagine. Sur certains milieux, les colonies possèdent à la fois les deux caractères.

L'étude microscopique des colonies m'a démontré à quoi tient leur aspect si particulier. D'une manière générale, la croissance végétative prédomine sur tous les milieux, chez le *Ramularia Leonuri* ; sur gélose, à base de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$, les extrémités fines du mycélium, étroitement enchevêtrées, constituent une pellicule coriace. Les colonies ne renferment ni à leur surface, ni à l'intérieur la moindre trace de sclérotés.

Mes cultures m'ont servi ensuite à des expériences d'infection. J'ai déposé une suspension de conidies sur les feuilles d'un pied empoté de *Leonurus cardiaca*. L'inoculation, faite le 25 mars, a abouti au résultat voulu ; un mois plus tard, les feuilles présentaient tous les symptômes typiques de la maladie.

13. — *Ramularia Heraclei* (Oud.) Sacc. (Fig. XVI).

Ce parasite produit fréquemment, sur les limites d'*Hera-cleum spondylium*, des taches, circulaires au début, anguleuses, dans la suite, et qui, par leur dessiccation, prennent une teinte brune ; les parties nécrosées renferment des filaments figés étroitement aux parois cellulaires (fig. 1, Fig. XVI) ; en dessous de l'épiderme, les hyphes se condensent en petits pelotons et percent l'épiderme (fig. 2). Il se constitue ainsi,

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.



Fig. XVI. — *Ramularia Heraclei*. — 1, Mycélium ; 2-3, Conidiophore ; 4, Sclérote ; 5, Tissu sporigène (nature) ; 6, Mycélium sur lame ; 7, Culture en tube. (Gross. : 600, sauf fig. 4 : 270.)

de proche en proche, des conidiophores, typiques par leurs longs filaments conidifères (fig. 3).

A l'intérieur des feuilles mortes, on découvre de nombreux sclérotés dont le centre est occupé par des cellules de plus petite taille. J'ai observé qu'à un moment donné ces cellules centrales se séparent les unes des autres, comme on le constate généralement dans les ébauches des pycnides.

Ni pycnides, ni sclérotés n'avaient été signalés jusqu'à présent dans les feuilles mortes, succombées au *Ramularia Heraclei*.

Le mycélium, cultivé sur lames, présente les mêmes caractères que dans la nature : ses hyphes, très allongées, renferment de nombreux noyaux de petite taille. Leurs branches latérales peuvent se transformer directement en conidies, disposées en chaînes (fig. 6).

Les colonies du *Ramularia Heraclei*, obtenues sur gélose, ont un aspect extrêmement uniforme, malgré toutes les variations apportées aux milieux : le mycélium est cotonneux, blanc et se condense parfois en croûtes blanches (fig. 7) (1). Leurs dimensions correspondent à la concentration de la glucose ; la quantité et la qualité de la source azotée ne semblent pas intervenir.

Tout aussi uniforme est leur structure ; nulle part il n'y a trace de sclérotés ; partout prédomine le mycélium.

Mes expériences d'infection m'ont permis d'identifier mes cultures. Dans ce but, j'ai déposé, le 15 janvier, une suspension de spores sur les feuilles d'*Heracleum*, cultivé en serre. Quinze jours plus tard les plages inoculées se sont couvertes, sur la face inférieure du limbe, d'un duvet gris, comme dans la nature.

14. — *Ramularia calcea* Desm.

(Fig. XVII.)

Le *Ramularia calcea* est un parasite du *Glechoma hederacea*, qu'on trouve parfois à des stations ombragées, notam-

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

ment dans des forêts. Les symptômes dus à sa présence

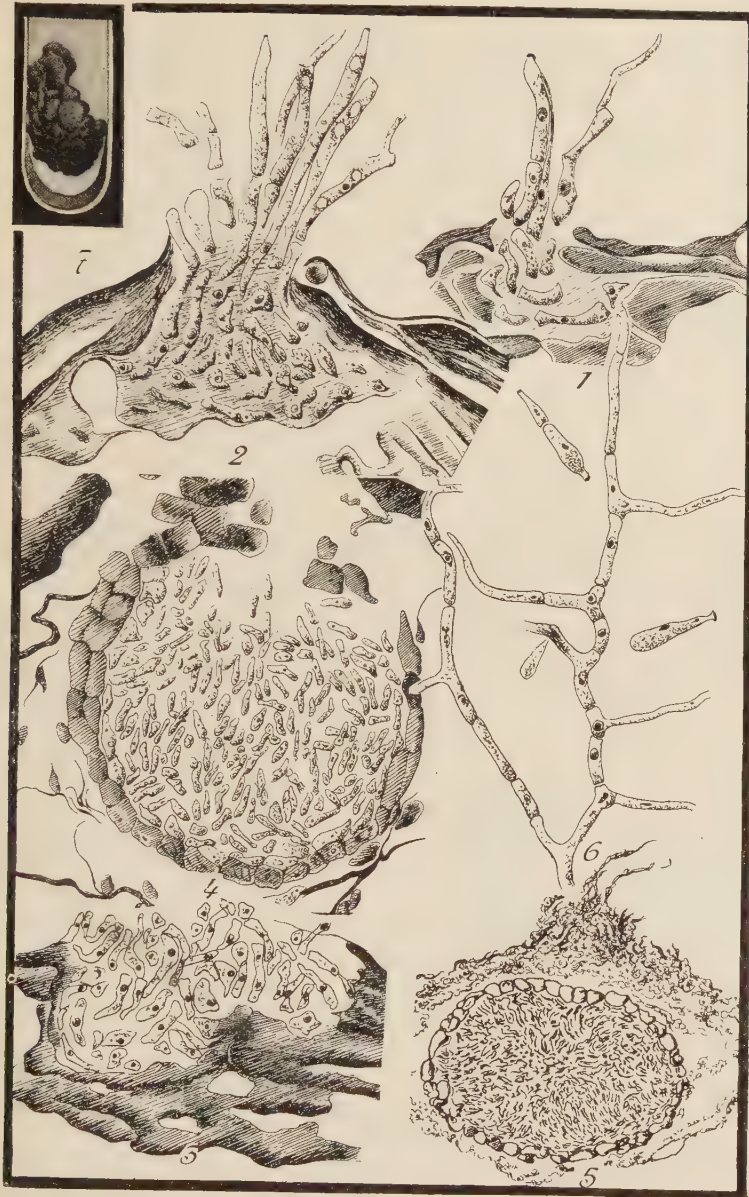


Fig. XVII. — *Ramularia calcea*. — 1-2, Conidiophores; 3-4, Développement des pycnides; 5, Pycnide et conidiophore; 6, Mycélium et conidies sur lames; 7, Culture en tube. (Gross. : 1-4 : 600 ; 5 : 170 ; 6 : 600 ; 7 : 1.)

sont très frappants : les feuilles infectées se couvrent de

grandes taches circulaires, jaunâtres, qui se dessèchent à bref délai et qui prennent alors une teinte argentée, encadrée d'un liséré brun foncé.

Dans les plages infectées, on trouve des tissus complètement désorganisés, à parois gonflées et brunies, ce qui rend particulièrement difficile l'observation du mycélium ; celui-ci se localise dans les cellules épidermiques. A leur intérieur s'ébauchent les conidiophores (fig. 1, Fig. XVII), constitués de faisceaux de filaments conidifères variqueux (fig. 2). L'épiderme renferme, en outre, des pelotons mycéliens formés d'hyphes à articles uninucléés (fig. 3). Elles évoluent en pycnides en se creusant de plus en plus à l'intérieur des tissus nécrosés. A l'état mûr, elles présentent une enveloppe à une ou deux couches, englobant des spores courtes et cylindriques, mesurant 2 à 3 μ (fig. 4).

La figure 5 représente une pareille pycnide adulte, en connexion, par son mycélium, avec un conidiophore dégénéré.

Les conidies, cultivées en lames, donnent un mycélium ramifié à angles droits, irrégulièrement tortueux, constitué d'articles courts uninucléés (fig. 6). Ce mycélium produit, à son tour, des conidies, unicellulaires en forme de massue.

Les cultures en tubes renferment un mycélium aérien gris et un mycélium intramatrix brun, qui communique une teinte noire au milieu (fig. 7). En présence de glucose et d'asparagine à 1 p. 100, les hyphes s'entrelacent en un plectenchyme plus massif, renfermant, çà, et là, des cellules bactérioides. Nulle part je n'ai pu trouver, dans mes coupes, une ébauche quelconque rappelant une pycnide.

15. — *Ramularia Ajugæ* Nissel.

(Fig. XVIII.)

Des espèces étudiées ci-dessus se rapproche le plus le *Ramularia Ajugæ*. Il s'en distingue cependant par certains caractères, morphologiques et culturels, sur lesquels j'insisterai plus particulièrement.

Le parasite infecte *Ajuga reptans* sur des stations humides, notamment au voisinage des forêts. Les feuilles malades



Fig. XVIII. — *Ramularia Ajugæ*. — 1-2, Conidiophores; 3-4, Pycnides (nature); 5, Mycélium sur lame; 6, Culture en tube; 7, Glomérule (culture). (Gross. : fig. 1-5 : 560 ; fig. 6 : 1 ; fig. 7 : 270.)

présentent des taches allongées et brunies, qui se couvrent, sur leur face inférieure, d'un duvet de conidies.

Le mycélium du parasite, très fin et hyalin, est confiné aux tissus nécrosés. Il y constitue des bourrelets d'allure

très particulière : par suite des fusions contractées entre les membranes, la structure plectenchymateuse de ces bourrelets s'efface, et on ne reconnaît plus qu'un mélange irrégulier d'éléments cellulaires.

Ensuite ces organes évoluent en conidiophores, dont les filaments conidifères sont très grêles et non ramifiés. Les conidies, formées apicalement, sont, dans la plupart des cas, unicellulaires et pointues aux deux extrémités (fig. 1, Fig. XVIII).

Après avoir fonctionné pendant un certain temps, les conidiophores imprègnent leurs membranes d'un pigment brun (fig. 2). Ils se maintiennent ainsi pendant longtemps à la surface de la feuille morte.

En même temps se produisent, dès le mois de septembre, de véritables organes d'hibernation. Ce sont des pycnides. Elles sont entourées d'une enveloppe de cellules brunes, volumineuses, renfermant un plectenchyme homogène, pareil à celui qui constitue les conidiophores : les hyphes sporigènes ont également leurs membranes fusionnées, constituant un amalgame de cellules dont on ne distingue plus que le protoplasme et les noyaux (fig. 3). Ces ébauches atteignent leur maturité au courant de l'hiver. L'état adulte, atteint au mois de mai, est représenté par la figure 4 (1). A ce moment, l'enveloppe, demeurée mince, renferme des pycnospores en bâtonnets, mesurant 3 μ , entre lesquelles on reconnaît, çà et là, quelques cellules génératrices survivantes.

Je signale enfin l'existence d'ébauches de périthèces trouvées à plusieurs reprises dans les débris foliaires hibernés. Ne pouvant les identifier, je m'abstiens de tout commentaire.

Cultivé sur lames, le *Ramularia Ajugæ* présente une série de particularités qui le caractérisent aussi en milieu naturel (fig. 5) : les hyphes sont de diamètre variable, peu cloisonnées, et renferment, dans un protoplasme très vacuolisé, de nombreux petits noyaux. Les anastomoses fréquentes des membranes lui sont spécifiques, comme en milieu naturel.

(1) La forme de ces pycnides correspond à celle connue aux carpophores du *Phyllosticta Ajugæ* ; ils s'en distinguent par les dimensions des spores, qui sont de 7 à 8 μ .

Sur les parties anciennes du mycélium, il y a production abondante de conidies, disposées en chaînes ramifiées. Plus ou moins allongées et fusoides, ces conidies présentent, en moyenne, les mêmes dimensions que dans la nature.

En culture, le *Ramularia Ajugæ* offre des caractères très uniformes et peu variables sur les différentes géloses (fig. 6) (1). Sur agar de malt glucosé, on obtient de petites colonies cotonneuses et blanches, dont le diamètre augmente au cours des repiquages. Le noircissement de la gélose constitue une autre particularité typique, surtout des cultures anciennes.

Le *Ramularia Ajugæ* se distingue des espèces précédentes par le fait qu'il donne des sclérotés en milieu artificiel. Leur nombre est limité et leur structure reste toujours rudimentaire. En outre, ils sont liés à la présence, dans le milieu de culture, d'azote organique. Comme le démontre la figure 7 (culture sur glucose à 1 p. 100 + peptone à 0,1 p. 100), leur enveloppe se détache peu des tissus du centre. Dans certains cas, ces glomérules peuvent confluer et constituer un plectenchyme brun, sans différenciation. Finalement, en présence d'asparagine, la pigmentation disparaît complètement. Dans ces conditions le mycélium, devenu incolore, renferme des poches à spores bactérioides.

Mes études culturales ont été complétées par des expériences d'infection. J'ai déposé, le 14 juin 1926, une suspension de conidies sur des feuilles d'un pied empoté d'*Ajuga reptans*; les premiers symptômes typiques se sont manifestés le 7 juillet, et la maladie a évolué comme dans la nature.

J'étudierai, en fin de compte, une autre espèce, se distinguant fondamentalement par ses caractères biologiques de tous les autres *Ramularia* considérés : c'est le *Ramularia Uredinis*.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 400.

16. — *Ramularia Uredinis* Voss.

(Fig. XIX et XX.)

Cette espèce m'a été communiquée par M. R. MAIRE, qui l'avait trouvée sur *Hypericum humifusum* et *H. pulchrum*, infectés par *Melampsora Hypericorum* D. C. Le parasite présente la particularité intéressante d'être limité aux sores de l'*Uredinée* et de ne jamais s'attaquer directement aux tissus de l'hôte phanérogamique; il faut, par conséquent, le qualifier d'hyperparasite.

A l'œil nu, il se présente sous forme de petites efflorescences blanches, cotonneuses, qui s'étalent sur les fructifications urédiennes, dans toute leur largeur.

A l'aspect extérieur du *Ramularia Uredinis* correspondent tout à fait ses caractères microscopiques. Par contraste avec les autres *Ramularia*, l'hyperparasite est réduit à l'état de simple *Hyphomycète*.

Il joue un rôle tout à fait subordonné à l'intérieur du mésophylle, entièrement occupé par l'*Uredinée*. Le plectenchyme massif, constitué par la Rouille, est parcouru, çà et là, par les filaments grêles du *Ramularia Uredinis*. La partie intramaticale de la sore ne se distingue, par conséquent, pas essentiellement des sores normales.

Par contre, leurs parties périphériques constituent les véritables foyers de l'hyperparasite. Il couvre d'un enchevêtrement irrégulier de filaments les urédospores en maturation et amène leur disparition complète. Seules les enveloppes des sores résistent à son action destructrice (fig. 1, Fig. XX) (1).

D'autre part, l'influence exercée par son milieu très particulier sur le *Ramularia Uredinis* est très frappante. Réduit à

(1) L'interprétation du *Ramularia Uredinis* comme véritable hyperparasite n'est pas confirmée par des observations de PETRACK. Cet auteur a étudié une espèce voisine, le *Ramularia Coleosporii*, qui infecte des *Coleosporium*, parasites d'hôtes phanérogamiques de parenté plus ou moins éloignée. PETRACK a constaté que le *R. Coleosporii*, développé à des stations ombragées, peut aussi envahir directement les feuilles de son hôte, sans l'intervention de la Rouille. Pour concilier mon interprétation avec celle de PETRACK, on pourrait admettre qu'il y a une certaine gradation de l'hyperparasitisme. Le sujet mériterait une reprise.

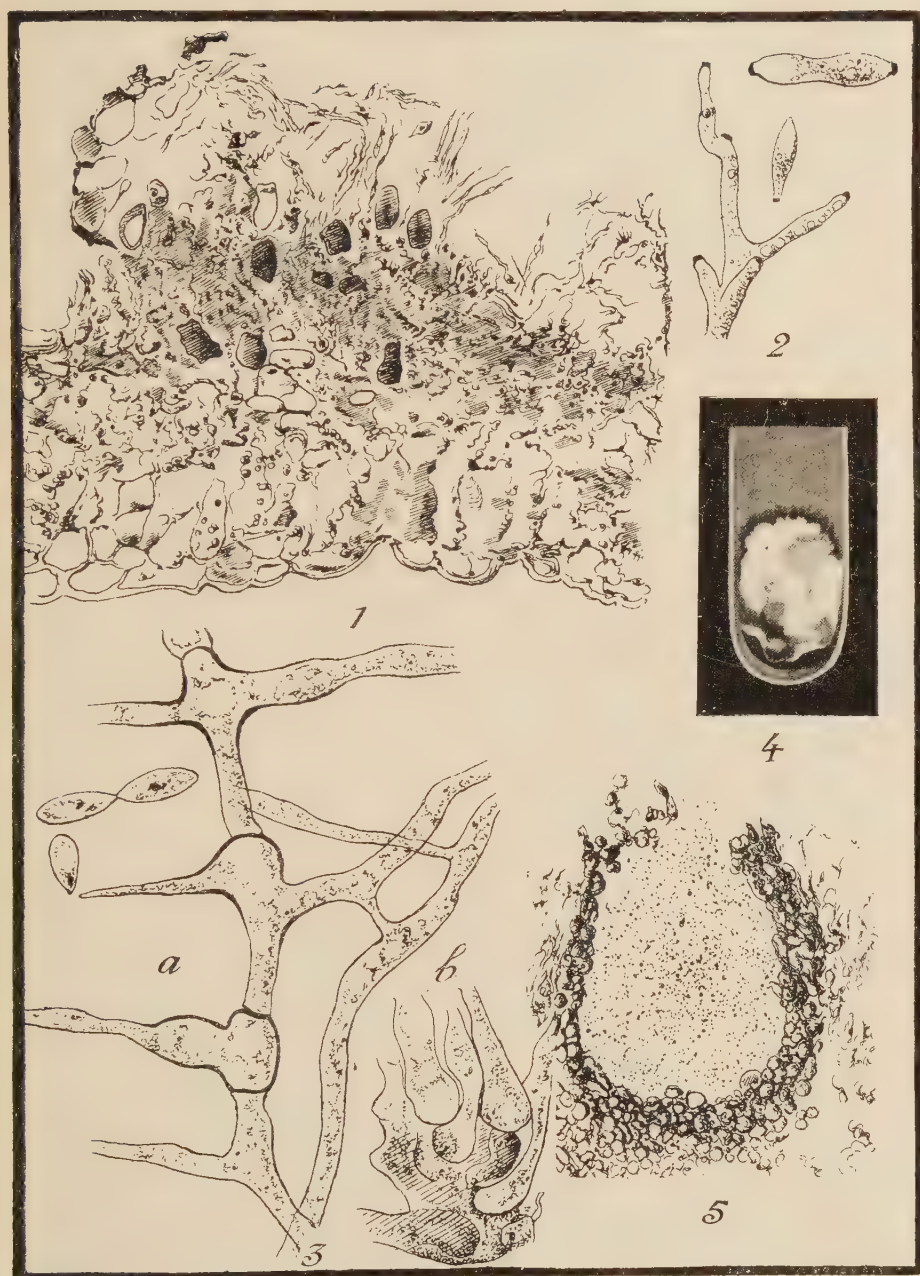


Fig. XIX. — *Ramularia Uredinis*. — 1, Colonie parasitant le *Melampsora Hypericorum* ; 2, Pointe d'un filament conidifère et conidies (nature) ; 3, Mycélium sur lame ; 4, Culture en tube ; 5, Pycnide en culture. (Gross. : 220, 750, 750, 1, 220.)

l'état d'*Hyphomycète*, il ne produit nulle part de véritables conidiophores. Ses filaments conidifères sortent isolément des sores parasitées. De leurs sommets, fréquemment ramifiés, naissent des conidies unicellulaires et fusiformes mesurant $10\ \mu$ en moyenne (fig. 2, Fig. XIX).

Ramification abondante dans tous les sens et production de conidies unicellulaires caractérisent aussi le mycélium en cultures sur lames (fig. 3). D'autre part, l'épaississement local des parois brunies et leurs fréquentes anastomoses, surtout dans les parties anciennes du mycélium, confèrent aux colonies un aspect tout particulier.

Par contre, les cultures en cubes ne se distinguent pas essentiellement de celles des autres espèces. Le parasite produit des colonies cotonneuses, blanches ou grises, entourées d'une marge noire (fig. 4) (1) ou rose en présence de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$. Au microscope, on reconnaît, dans la plupart des cas, un plectenchyme brun, stérile. En présence de KNO_3 et surtout de peptone, il renferme des carpophores endosporés, inconnus jusqu'ici chez *Ramularia Uredinis*. Ce sont les pycnides.

Ces organes atteignent leur maturité en présence de glucose à 1 p. 100 additionné de peptone à 0,1 p. 100. Une enveloppe brune, de forme régulière, englobe de minimes spores bactériiformes (fig. 5). Le tissu sporigène reste plus ou moins rudimentaire, lorsqu'on diminue à 0,1 p. 100 la concentration de la glucose. Quand on substitue à la peptone le KNO_3 , les pycnides se réduisent à l'état de glomérules. Elles se présentent, sous cette même forme, sur agar de malt glucosé.

La découverte, en milieu de culture, des pycnides du *Ramularia Uredinis* a été confirmée par l'étude du matériel hiberné :

Dans les feuilles mortes d'*Hypericum pulchrum*, l'hyperparasite s'étend au delà des plages, occupées par les sores de la Rouille. La vigueur du *Ramularia* semble augmenter; il en résulte parfois le dépérissement des ramules de l'hôte infecté par deux parasites.

L'étude microscopique du matériel hiberné m'a montré les

(1) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.



Fig. XX. — *Ramularia Uredinis*. — 1, Conidiophores anciens et sclérotés; 2, Peloton épidermique; 3, Centre différencié de sclérote; 4, Sclérote bourgeonnant. (Gross.: 140, 1700, 1700, 975).

faits suivants : des stromes de l'Uredinée il ne subsiste que des traces, entièrement désorganisées par l'hyperparasite (Fig. XX, fig. 1). Celui-ci s'infiltré dans tout le mésophylle, qui lui demeurerait inaccessible dans la feuille vivante. Son mycélium qu'on trouve partout, au delà des plages rouillées, se condense ensuite en dessous de l'épiderme sous forme de petits pelotons circulaires (fig. 2). Ces derniers peuvent évoluer de deux façons différentes : ou bien leurs parois cellulaires brunissent et les pelotons se transforment en *sclérotés*. Ceux-ci peuvent mûrir dès l'automne, lorsqu'on place le matériel dans une atmosphère humide. On voit alors s'allonger leurs parties apicales, constituant des filaments conidifères qui, à leur tour, donnent des conidies, identiques aux conidies d'été (fig. 4).

Sclérification et extension du mycélium s'accroissant davantage au courant de l'hiver. L'hyperparasite domine finalement et fait disparaître toute trace de la Rouille, adaptée uniquement à l'hôte vivant.

Le strome, plus ou moins évolué du *Ramularia Uredinis*, peut aussi donner naissance à des *pycnides*. Celles-ci se distinguent des sclérotés par la différenciation précoce de leur partie centrale, constituant le tissu sporigène. Disposées concentriquement, ces cellules sont caractérisées par l'abondance du protoplasme et la grandeur des noyaux (fig. 3). L'évolution des pycnides se fait, par conséquent, tout à fait comme en milieu artificiel.

Voilà mes observations relatives au *Ramularia Uredinis*. Si la simplification de ses conidiophores peut être attribuée à l'homogénéité de son milieu, constitué par les sores du *Melampsora hypericorum*, il existe finalement des cas, très intéressants, où il y a avortement complet de certains organes. J'ai déjà signalé le fait que beaucoup de *Ramularia* ont la tendance à réduire leurs *périthèces* ; chez d'autres, ce sont les *sclérotés* qui disparaissent entièrement. Je cite le cas du *Ramularia Geranii pusilli*. Cet avortement est en rapport avec les caractères biologiques de l'hôte. Vu la présence de feuilles vertes pendant tout l'hiver, le parasite

peut s'y maintenir à l'aide de ses conidies, sans l'intervention des sclérotés.

17. — *Ramularia Parietariæ* Passer.

Pareille réduction a été constatée dans une autre espèce, le *Ramularia Parietariæ*, parasite du *Ramularia ramiflora* (Voir *Annales des épiphyties*, 1926). Cette plante vivace végète dans un climat océanique, où elle produit des feuilles vertes pendant toute l'année.

Quant au parasite, il présente la particularité intéressante de maintenir ses conidiophores pendant l'hiver, non seulement sur les feuilles vivantes, mais aussi sur les feuilles mortes. La production des conidies prend même de l'extension après la chute des feuilles.

J'ai complété mes observations par l'étude du parasite cultivé sur les milieux les plus variés. Le Champignon, peu sensible à l'action de son milieu nutritif, présente quelques variations de teinte ; mais il ne forme nulle part des organes reproducteurs autres que des conidies.

Voilà mes constatations relatives au genre *Ramularia*. Quelques remarques encore sur le :

18. — *Phyllosticta Antirrhini*.

(Fig. XXI.)

J'ai eu l'occasion, à plusieurs reprises, de constater que des pycnides appartenant à des *Ramularia* ont été attribuées par les auteurs au genre *Phyllosticta*. Ceci m'a amené à étudier, à titre de comparaison, les réactions du *Phyllosticta Antirrhini*, dont une culture m'avait été envoyée par le « Central-bureau vor Schimmelkultures de Baarn » (1).

Inoculé sur la série des milieux synthétiques, le Champignon produit exclusivement du mycélium blanc et coton-

(1) Je suis heureux d'en exprimer mes meilleurs remerciements à M^{lle} J. WESTERDIJK, directrice de cet Institut.

neux, lorsqu'en présence de KNO_3 à 1 p. 100 la concentration de la glucose est à 1 p. 100 (fig. 1, Fig. XXI); au contraire, avec de la glucose à 0,1 p. 100, les pycnides prédominent (fig. 2); le mycélium est également cotonneux sur glucose à



Fig. XXI. — *Phyllosticta Antirrhini*. — 1-2, Cultures en tubes (gr. nat.); 3-4, Pycnides cultivées. (Gross. : 220.)

1 p. 100, en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, glabre et luisant en présence de glucose à 0,1 p. 100; le $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ entrave complètement la production des pycnides. L'influence de la concentration de la glucose est moins nette, lorsqu'on la combine à un sel azoté organique. Partout le mycélium aérien semble prédominer.

L'étude microscopique démontre cependant que la plupart de ces milieux renferment des pycnides, dissimulées sous le mycélium cotonneux; leur différenciation dépend essentiellement de leur nutrition; elles sont munies d'un bec, en présence de glucose à 1 p. 100 additionnée de peptone à 1 p. 100 (fig. 3), réduites à l'état de glomérules, moins réguliers, en présence de peptone à 0,1 p. 100 (fig. 4). Sur milieu à asparagine, ou lorsqu'on remplace la glucose par un mélange de maltose ou de xylose, les résultats sont analogues. A l'état mûr, les pycnides produisent des spores bactérioides.

Toutes ces modifications des pycnides et leurs transformations en sclérotés ne peuvent être considérées comme anomalies. GUBA a signalé des stades analogues dans la nature, sur un *Phyllosticta*, parasite des feuilles de Pommiers.

De ce qui précède il résulte que les réactions à l'influence du milieu sont identiques chez le *Phyllosticta* et chez le *Ramularia*.

Dans ce même ordre d'idées, je cite les observations de POLACCI, qui insiste sur l'étroite analogie entre les réactions en milieu de culture des *Phyllosticta* et celles des *Ascochyta*. J'ai pu vérifier ses indications par l'étude de l'*Ascochyta clematidina*. Inutile d'insister sur les détails. Les réactions de cette espèce (1) sont exactement pareilles à celles que j'ai signalées pour le *Phyllosticta Antirrhini*.

OVULARIA

Au genre *Ramularia* se rattache de près le genre *Ovularia*. Les études à son sujet sont bien moins nombreuses. Il en résulte cependant que la séparation des deux genres est délicate. Comme caractère distinctif, il faudrait retenir, pour l'*Ovularia*, la présence de conidies unicellulaires, jamais bicellulaires, et non ramifiées en chaînes, ni en milieu artificiel, ni en milieu naturel. Autrement dit, les caractères génériques de l'*Ovularia* seraient essentiellement négatifs.

(1) La culture provenait également de Baarn.

Pour mettre en évidence les rapports étroits entre le genre *Ramularia* et le genre *Ovularia*, il suffit de citer quelques observations de LAIBACH sur *Ovularia obliqua*. Cette espèce produit un mycélium intercellulaire, massé principalement dans les cavités stomatiques, d'où sortent les conidiophores; comme organes d'hibernation, on lui connaît des sclérotés, réunis par tous les termes de transition aux périthèces normaux. En culture, le Champignon donne un mycélium blanc, cotonneux, producteur de conidies souvent disposées en chaînes primitives.

Voilà comment se présente, en grandes lignes, le cycle évolutif de l'*Ovularia obliqua*. Les analogies avec les caractères d'un *Ramularia* se poursuivent jusque dans les moindres détails. Malgré tout, LAIBACH propose de maintenir la séparation des deux genres; nous verrons, dans ce qui suit, jusqu'à quel degré cette opinion est légitimée.

Tout d'abord, on peut distinguer parmi les espèces d'*Ovularia* celles qui produisent des périthèces et les autres, bien plus fréquentes, qui ont une tendance à les réduire.

19. — *Ovularia haplospora* (Speg.) Mag. (Fig. XXII.)

Dans le premier groupe se range *Ovularia haplospora*, parasite très répandu des feuilles d'*Alchemilla vulgaris*. La présence de périthèces a été démontrée tout récemment par VASSILIEVSKY, de Leningrad, qui a publié des études analogues aux miennes « sur la morphologie et la biologie des *Ovularia*, parasites des *Alchemilla* ». N'ayant pu me procurer ce travail, malgré mes efforts réitérés, je n'en connais les résultats que par un court résumé.

Voici donc mes propres observations au sujet de l'*Ovularia haplospora*. Ce parasite se trouve de préférence sur des prairies humides et ombragées, où le développement des *Alchemilla vulgaris* est luxuriant. Il produit sur leurs feuilles des taches d'un brun rougeâtre, circulaires au début. Le centre de ces plages devient plus clair; au fur et à mesure qu'elles s'élargissent, elles se couvrent, sur leur face inférieure, d'un

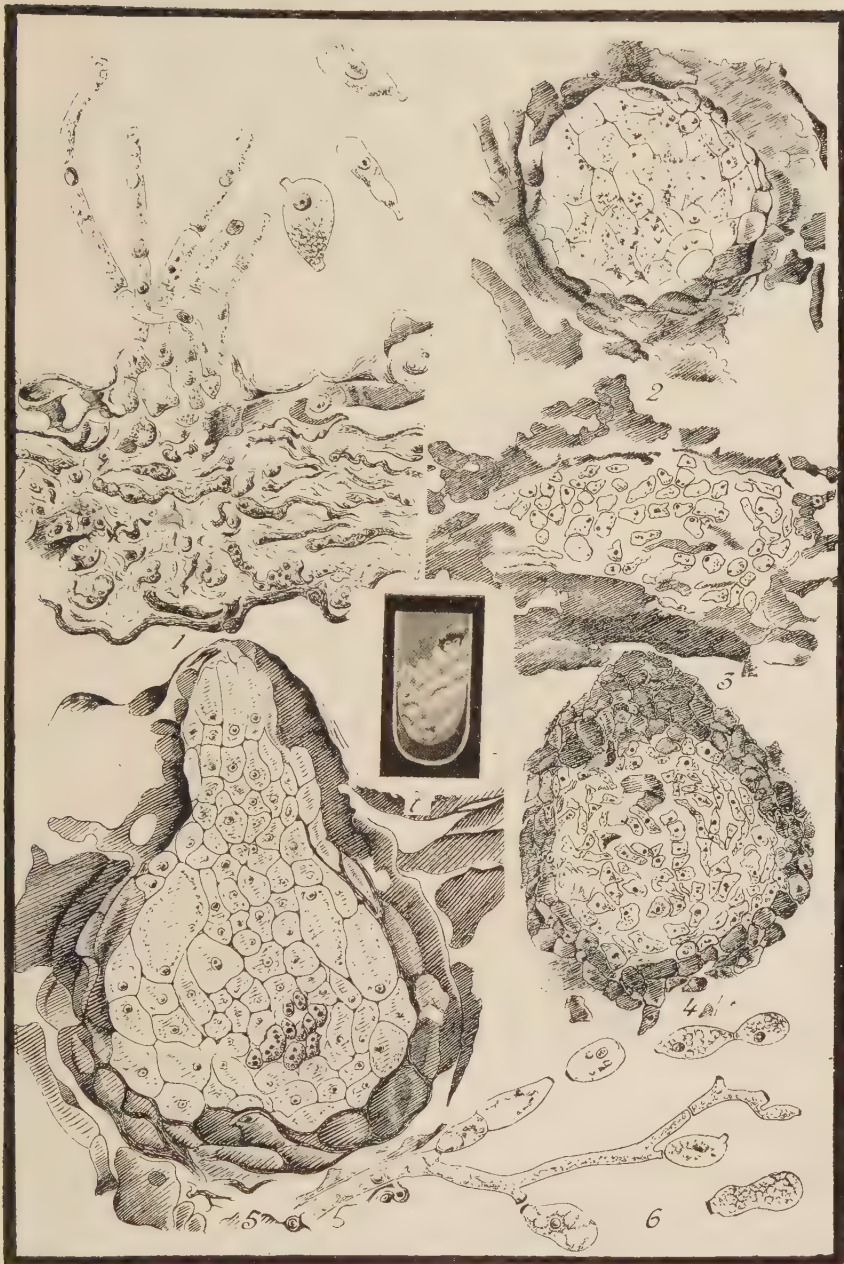


Fig. XXII. — *Opularia haplospora*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote ; 3-4, Évolution des pycnides ; 5, Ebauche de périthèce (nature) ; 6, Mycélium sur lame ; 7, Culture en tube. (Gross. : 560, 400, 730, 730, 560, 560, 1.)

duvet grisâtre de conidies. Elles l'envahissent en totalité, une fois que la feuille a dépéri.

Le mycélium d'*Ovularia haplospora*, constitué de filaments variqueux, à gros noyaux, remplit entièrement les tissus nécrosés. Il se masse à l'intérieur des cellules épidermiques et donne des conidiophores, de structure primitive, les filaments conidifères étant cloisonnés comme le mycélium. A leur sommet naissent des conidies qui se distinguent des conidies du *Ramularia* uniquement par leur forme subsphérique (fig. 1, Fig. XXII).

Dans les feuilles mortes on trouve, ensuite, des sclérotés étroitement figés aux tissus dégénérés (fig. 2) ; en outre, il y a des îlots d'hyphes lâchement enchevêtrées (fig. 3), qui s'entourent, au cours de leur développement, d'une enveloppe plus massive (fig. 4). Ainsi s'ébauchent les pycnides qui atteignent leur maturité au printemps. D'autres, complètement stériles, ne renferment plus du tout d'éléments sporogènes.

On découvre finalement, dans les feuilles infectées, de jeunes périthèces, différents des sclérotés par leur taille et par leur forme. Dès le mois de décembre, leur partie apicale est effilée en bec, et leur partie basale renferme des ascogones constitués de cellules binucléées (fig. 5).

Malgré leur différenciation, la plupart des ébauches n'atteignent pas leur maturité. Leur fonction est de produire des filaments conidifères à la façon des conidiophores.

En ce qui concerne les cultures sur lames, le Champignon produit un mycélium ayant la même structure qu'en milieu naturel. Parfois les hyphes se différencient, à la manière de filaments conidifères. Elles donnent alors, par ramification sympodique, des conidies disposées en chaînes courtes, tout à fait analogues à celles qu'on trouve sur les feuilles (fig. 6).

Ces conidies, d'autre part, sont particulièrement nombreuses sur milieux synthétiques, renfermant comme source d'azote du KNO_3 . Elles sont moins abondantes avec peptone et asparagine et font complètement défaut en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. L'éclairage n'influe pas sur leur production,

comme le montrent les cultures à l'obscurité. Partout c'est le même feutre blanc, étendu (fig. 7) (1).

Des coupes, faites dans des colonies sur milieux synthétiques, confirment les résultats de l'observation directe. L'*Ovularia haplospora* donne, en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100, des glomérules bruns de forme irrégulière. C'est le milieu de prédilection de ces organes que je n'ai retrouvés nulle part ailleurs.

J'ai essayé, en vain, de stimuler leur production, en variant la composition des milieux synthétiques, en augmentant, par exemple, à 2 p. 100, la teneur en phosphates et en nitrates ; les résultats n'ont pas été plus encourageants sur milieux à décoctions ou sur milieu de *Sabouraud* ou enfin, sur tiges de Légumineuses combinées à l'agar de malt. Ces faits démontrent que l'incapacité de l'*Ovularia haplospora* de produire des sclérotés en culture est bien un caractère physiologique, sur lequel l'influence du milieu n'a pas de prise.

20. — *Ovularia Bistortæ* Fuck.

(Fig. XXIII.)

A l'*Ovularia haplospora* se rattache de près, par ses réactions, l'*Ovularia Bistortæ*, parasite du *Polygonum bistorta*. Les renseignements que j'ai pu obtenir sur sa biologie sont malheureusement incomplets, les matériaux ayant déperî en grande partie pendant l'hibernation. Néanmoins, mes observations, relatives à sa culture, me semblent présenter de l'intérêt et mériter de nouvelles études.

Les plages foliaires, envahies par le parasite, sont circulaires et purpurines au début ; elles prennent ensuite une forme irrégulière et une teinte jaune-ocre. On y trouve des conidiophores très nombreux, qui prennent naissance au niveau de l'épiderme et qui se ramifient en un système de filaments grêles (fig. 1, Fig. XXIII). La ramification, abondante en branches très fines, qui caractérise aussi le mycélium végétatif, présente un intérêt biologique particulier.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

D'après ce que montre l'étude microscopique des plages, d'infection récente, les hyphes s'insinuent, par leurs extrémités effilées, dans les espaces intercellulaires (fig. 2), percent les membranes et constituent, à l'intérieur des cellules, un réseau extrêmement délicat (fig. 3). Le parasite englobe de cette façon le contenu cellulaire et s'attaque finalement au noyau, qu'il désorganise à bref délai (fig. 4).

Ce même caractère spécifique se manifeste en culture sur lames. Les branches latérales des hyphes s'amincissent subitement en files extrêmement grêles (fig. 5). Sur les parties anciennes naissent les conidies unicellulaires, rétrécies au centre, exactement pareilles à celles qu'on trouve dans la nature.

En tubes, *Ovularia Bistortæ* forme un mycélium aérien, cotonneux, très étendu, qui communique une coloration noire au milieu de culture (fig. 6) (1). Ces colonies ressemblent, par leur port, beaucoup à celles d'*Ovularia haplospora*. Il en est de même quant à leurs réactions; celles-ci sont indépendantes de la nature de la source azotée. J'ai observé des différences quantitatives entre les colonies, déterminées par la concentration de la glucose.

L'étude microscopique a entièrement confirmé ce que laissait prévoir l'observation directe. Dans toutes les cultures, on voit prédominer le mycélium aérien, condensé en plectenchyme plus ou moins massif. En présence de KNO_3 à 1 p. 100, il se dissocie en îlots séparés, qui cependant ne prennent nulle part une forme régulière. Aucun des divers milieux, cités dans le chapitre précédent, ne m'a donné de véritables sclérotés.

Comme organes d'hibernation du parasite, j'ai observé des sclérotés situés à l'intérieur des feuilles. Ceux-ci sont ou bien uniformément bruns, ou bien ils renferment, dans une enveloppe brune, des cellules riches en protoplasme (fig. 7).

J'ai trouvé, une seule fois, à côté des sclérotés, un périthèce qui n'avait pas encore atteint sa maturité complète.

La rareté de ces organes, par rapport aux sclérotés, me porte

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

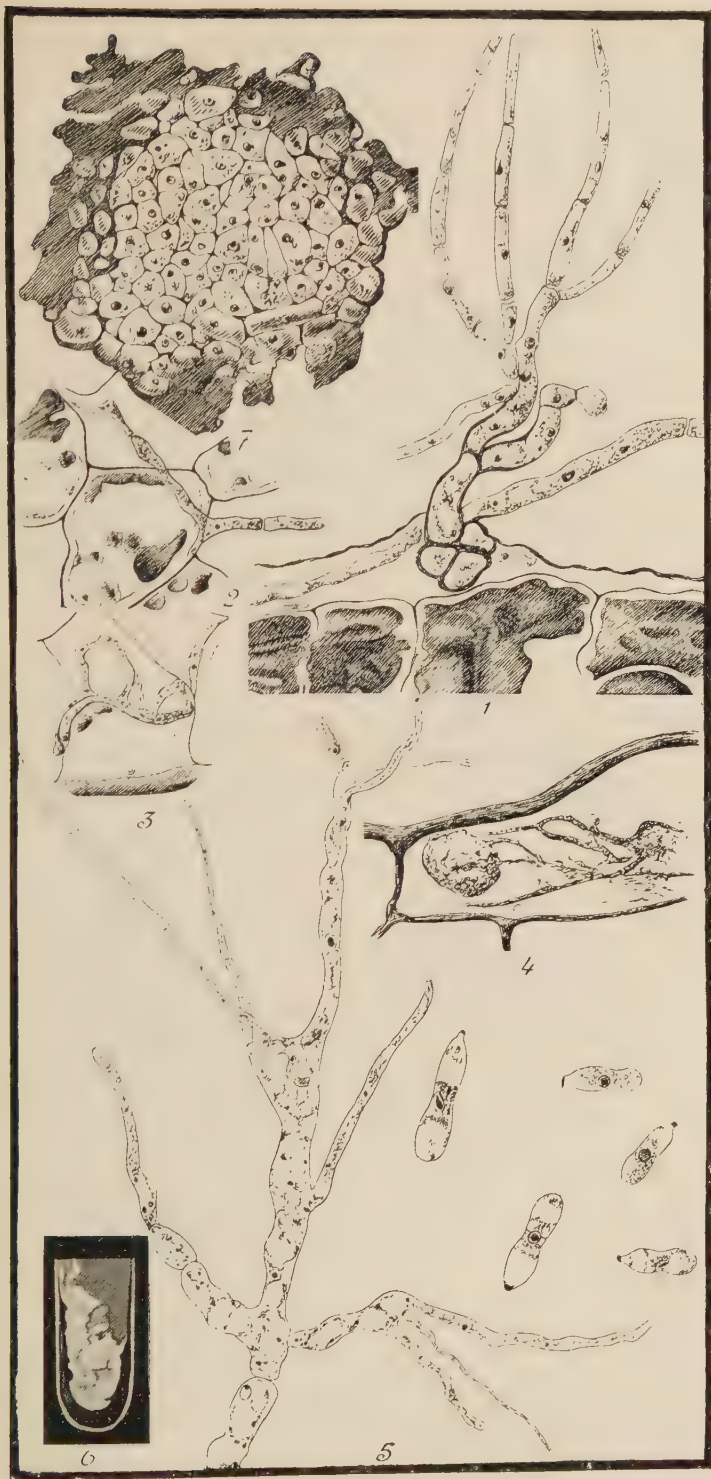


Fig. XXIII. — *Ocularia Bistorta*. — 1, Conidiophore; 2-4, Mycélium (nature); 5, Mycélium et conidies (sur lame); 6, Culture en tube. (Gross. : 560, sauf fig. 6 : 1.)

à croire qu'ils jouent un rôle subordonné dans l'hibernation du parasite. Le mauvais état de mon matériel m'a empêché de continuer mes observations.

21. — *Ovularia bulbiger* Sacc.

(Fig. XXIV.)

Ovularia bulbiger est un parasite du *Sanguisorba minor* et du *Sanguisorba officinalis*. Il produit, à la face supérieure de leurs feuilles, des petites taches elliptiques, bordées d'un liséré brun rougeâtre.

Les infections sont nombreuses sur les dents foliaires, où se maintiennent le plus longtemps les gouttes de pluie, chargées de germes.

Dans les plages ainsi attaquées, on observe, du côté inférieur, l'apparition de duvets grisâtres, visibles même pendant les périodes pluvieuses de l'hiver.

Le mycélium du parasite est difficile à repérer dans les tissus gonflés et désorganisés ; on y distingue bien mieux les conidiophores. Ceux-ci sont constitués d'un plectenchyme, étroitement figé aux débris cellulaires, d'où s'élève un faisceau de filaments producteurs de conidies unicellulaires, globuleuses ou ovales (10 μ) (fig. 1, Fig. XXIV).

Comme organes d'hibernation, j'ai pu mettre en évidence des sclérotes, formés de grandes cellules polygonales non différenciées (fig. 2). Placés dans des conditions favorables d'humidité et de chaleur, leurs éléments périphériques s'allongent en filaments, assimilables, selon toute évidence, à des filaments conidifères. Ce phénomène s'observe dès le mois de décembre. Vers le printemps, au contraire, le nombre des sclérotes va en diminuant, et en mai on n'en trouve plus que des rudiments (fig. 3).

Cette observation me porte à croire que l'*Ovularia bulbiger* est en voie d'abandonner son mode d'hibernation par sclérotes. Il se maintiendrait plutôt à l'aide de ses conidies, capables d'infecter des feuilles vertes pendant tout l'hiver.

Par contre, je n'ai pu trouver, dans mes matériaux hibernés, trace de périthèces. Ces organes avaient été signalés

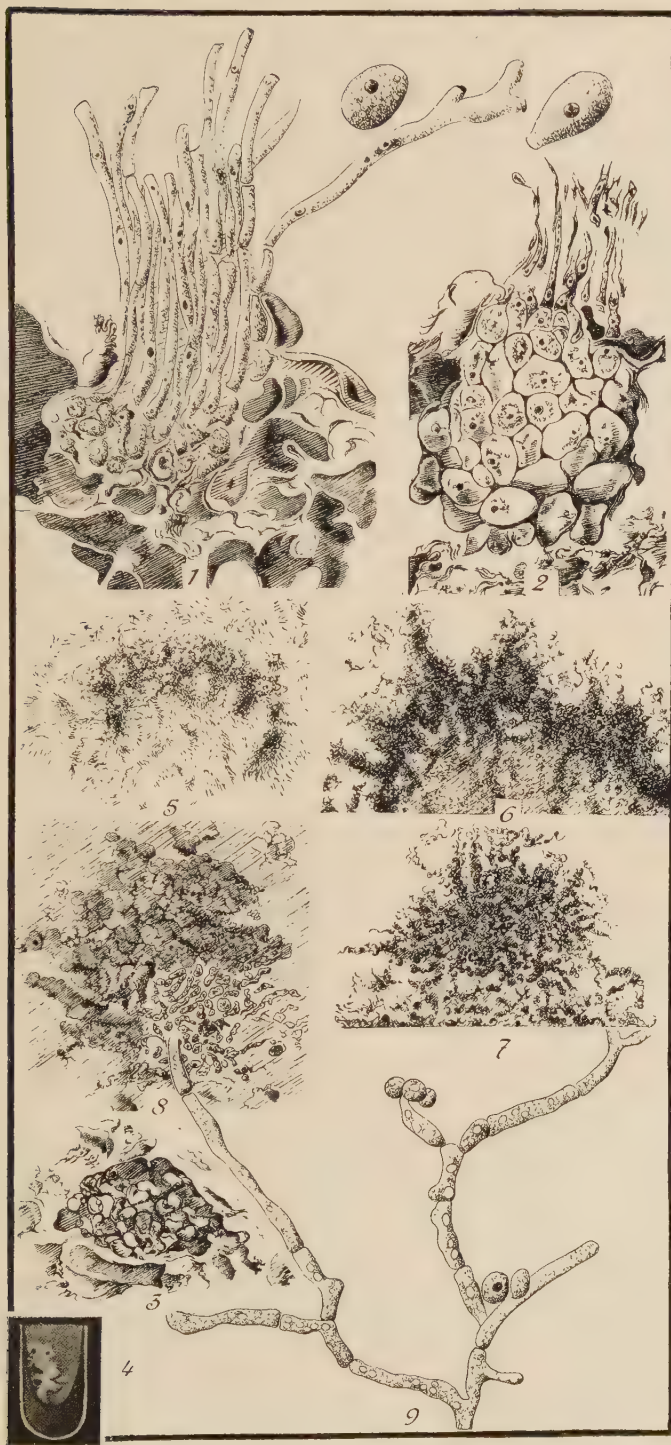


Fig. XXIV. — *Ocularia lulligera*. — 1, Conidiophore; 2, Sclérote; 3, Glomérule (nature); 4, Culture en tube; 5-8, Glomérules et ébauche de pycnide (cultures); 9, Mycélium sur lame. (Gross. : 500, 500, 500, 1, 36, 36, 60, 330, 500.)

par FÜCKEL et plus tard par LAIBACH. Ces auteurs les assimilent au *Mycosphaerella pseudomaculiformis* et le considèrent comme représentant la forme parfaite d'*Ocularia bulbiger*.

La tendance du Champignon à réduire les sclérotés se manifeste aussi en culture. Malgré les nombreuses modifications apportées à la composition des milieux, l'aspect des colonies est relativement uniforme. Elles restent toujours petites et sont constituées d'un mycélium aérien tantôt blanc, tantôt grisâtre (fig. 4) (1). Nulle part on n'y découvre des sclérotés.

Pourtant, dans certaines conditions, les hyphes, incolores en général, peuvent former un pigment brun. Ces cellules brunes sont disposées en arcs, tantôt isolés [par exemple, en présence de glucose à 0,1 p. 100 + peptone à 1 p. 100 (fig. 5)], tantôt continus (par exemple, en présence de glucose à 1 p. 100 + $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100) (fig. 6), ou bien massés en glomérules, faisant saillie à la surface de la gélose (par exemple, sur glucose à 1 p. 100 + KNO_3 à 0,1 p. 100 (fig. 7). L'emploi de milieux à décoctions, tels que de gélose de Carottes, de Pommes de terre, de Riz, de gruaux d'Avoine, n'a pas sensiblement modifié l'aspect de ces organes.

A force d'efforts, j'ai trouvé finalement dans l'agar à 1 p. 100 de farine de maïs le milieu le plus favorable. Les glomérules qu'on y rencontre ont encore une forme irrégulière, mais présentent une différenciation très nette entre l'enveloppe brune d'une part et le tissu sporigène de l'autre (fig. 8).

Les résultats de mes cultures indiquent que l'*Ocularia bulbiger* peut, dans certaines conditions, donner des pycnides. Mais, dans la plupart des milieux, celles-ci sont réduites à l'état de glomérules et même d'amas, plus ou moins réguliers, de cellules brunes.

En ce qui concerne les cultures sur lames, j'y ai observé un mycélium très ramifié, producteur d'éléments globuleux, qu'on pourrait considérer comme conidies rudimentaires (fig. 9).

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

Les *Ovularia*, dont je viens de signaler les réactions, se caractérisent donc par l'absence ou la réduction des pycnides en milieu artificiel. On pourrait admettre qu'ils les remplacent, dans la nature, par des périthèces ou bien qu'ils se maintiennent par les conidies, vu la possibilité de les produire pendant l'hiver sur les feuilles vertes.

D'autres espèces, au contraire, donnent volontiers des sclérotés en culture et réagissent avec force et spontanéité à l'action du milieu.

Ces espèces habitent des feuilles fragiles, comme les *Ramularia* correspondants. Il y a donc, pour le genre *Ovularia*, la même corrélation intéressante entre la réaction du Champignon au milieu artificiel et son comportement en milieu naturel.

L'étude, en particulier de l'*Ovularia sphæroidea*, en fournit une preuve éclatante.

22. — *Ovularia sphæroidea* Sacc.

(Fig. XXV et XXVI.)

Cette espèce a été signalée sur *Lotus corniculatus* et sur *Lotus uliginosus* ; je l'ai trouvé exclusivement sur *L. uliginosus*, dont elle attaque principalement les feuilles supérieures jeunes. Celles-ci brunissent et se dessèchent partiellement et tournent vers le haut leur face inférieure, toute saupoudrée de conidies. Par le fait, les plantes malades présentent un aspect très particulier, frappant de loin.

Le mycélium du parasite produit, à l'intérieur des cellules épidermiques, des conidiophores, constitués d'un faisceau de filaments courts et trapus (fig. 1, Fig. XXV). Il peut aussi se condenser en glomérules plus consistants, qui représentent les ébauches de sclérotés (fig. 2). A l'état mûr, ces sclérotés présentent une forme régulièrement ovale. Leur centre est différencié en éléments plus petits et plus foncés, qui se détachent de l'enveloppe brunâtre à grosses cellules polygonales (fig. 3).

A côté des sclérotés, on trouve des glomérules moins massifs, également globuleux, mais constitués de petites cellules

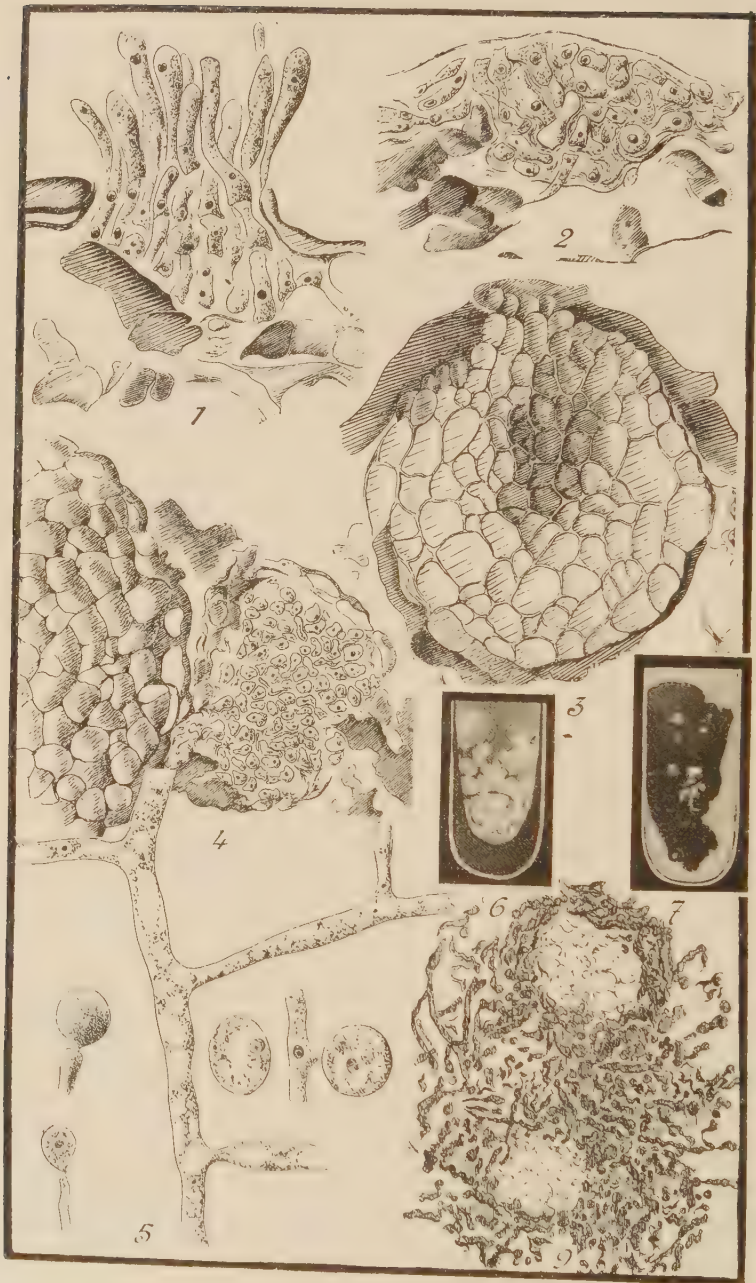


Fig. XXX. — *Ocularia spharoidea*. 1, Conidiophore; 2-3, Évolution des sclérotés; 4, Sclérote et pycnide; 5, Culture sur lame; 6-7, Cultures en tubes; 8, Sclérote (culture). (Gross.: 1-5: 750; 6-7: 1; 8: 170.)

uninucléées. Leur connexion avec les sclérotés ressort de la figure 4, qui représente un stade d'hibernation, trouvé en mai; je considère ces organes comme ébauches de pycnides. On en ignorait l'existence.

La connexion génétique des sclérotés avec des pycnides est prouvée, d'autre part, par les résultats de mes cultures.

Sur lames, on observe un mycélium très ramifié, renfermant de nombreuses vâcuoles. A l'extrémité de courtes branches latérales se constituent des conidies globuleuses, très typiques (fig. 5).

Cultivé en tubes, le parasite donne volontiers soit des sclérotés, soit des conidies. Il s'adapte mieux au milieu artificiel que l'*Ocularia bulbifera*, ce dont témoignent les dimensions de ses colonies, bien plus grandes que chez cette espèce. Ces colonies présentent un aspect très différent, suivant la nature du milieu : cotonneuses et blanches en présence de glucose à 0,1 p. 100 (fig. 6) (1), elles deviennent granuleuses et grises, lorsqu'on décuple la quantité du sucre (fig. 7) (2). Intervient ensuite la nature de la source azotée. Celle-ci influe principalement sur l'aspect microscopique des colonies, et tout particulièrement sur la structure des sclérotés. Ces organes se trouvent sur tous les milieux, mais ils présentent une structure plus ou moins évoluée : simples pelotons de filaments bruns, renfermant des spores bactérioides, en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (fig. 8, Fig. XXVI) (3), ils sont plus différenciés avec asparagine. Le peloton renferme à son intérieur des loges à grandes cellules transparentes (fig. 9, Fig. XXV). Celles-ci, en présence de KNO_3 , peuvent se fragmenter en cellules bactérioides (fig. 10, Fig. XXVI). Enfin, sur gélose renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100, le plectenchyme brun constitue des sclérotés isolés, dont l'enveloppe se détache nettement du tissu sporigène à cel-

(1) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100.

(2) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

(3) Culture sur gélose synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 + $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100.

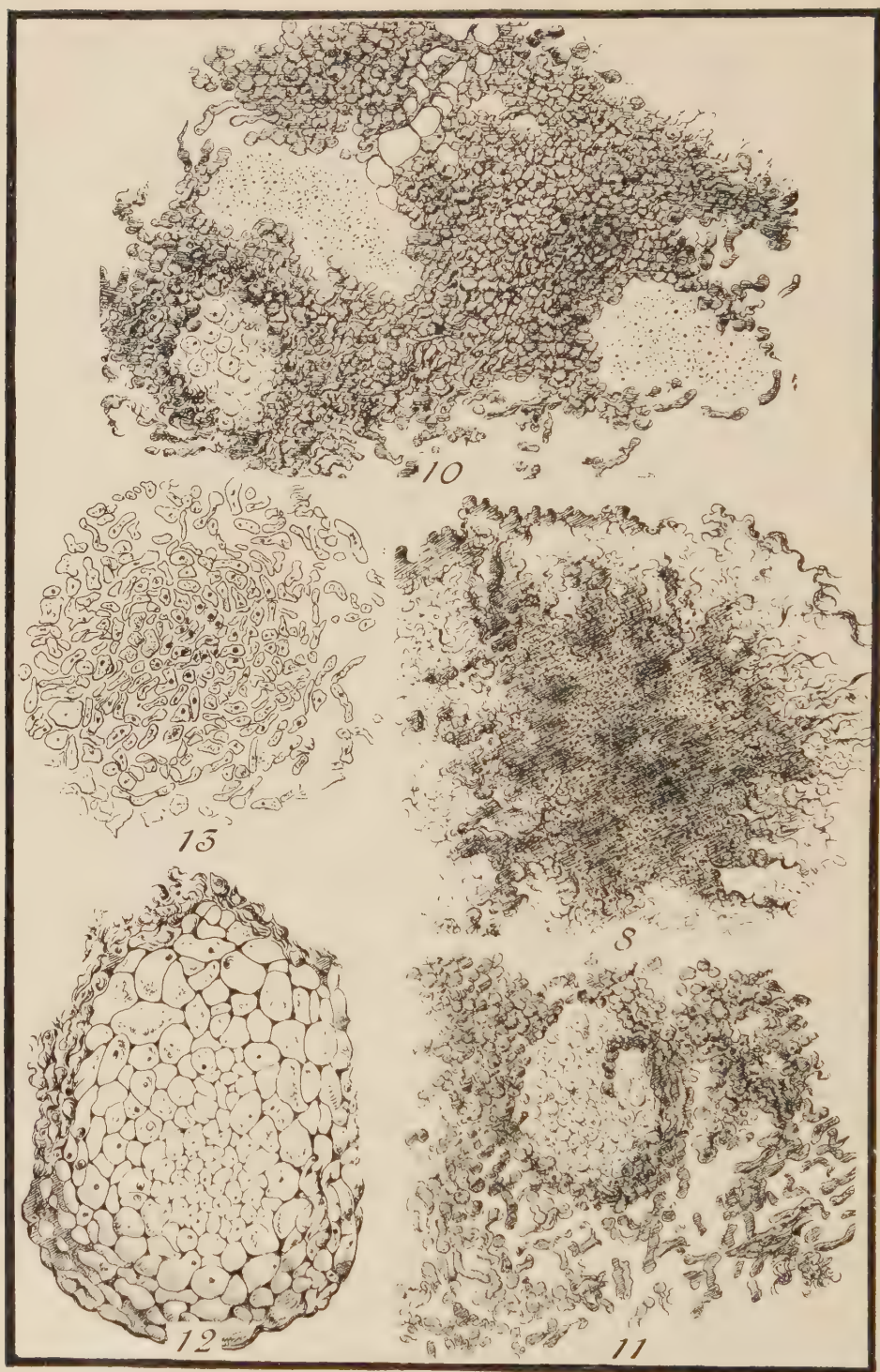


Fig. XXVI. — *Ocularia spheroidea*. — Fig. 8, 10-13, Glomérules, sclérotites et pycnides cultivés. (Gross. : fig. 8 : 91 ; fig. 10-13 : 220.)

lules globuleuses (fig. 11). Sur ce milieu, les pycnides ressemblent le plus à celles se développant dans la nature.

Pour me rapprocher davantage des conditions normales, j'ai appliqué de nouvelles modifications à mes milieux de culture, en remplaçant cette fois-ci la glucose par d'autres hydrates de carbone. Or, la substitution à la glucose d'un mélange équivalent de xylose et de maltose n'influe pas beaucoup sur l'aspect extérieur des colonies.

Mais l'observation microscopique montre que les sclérotés sont de plus grande taille et qu'ils sont mieux différenciés. La figure 12, qui représente un sclérote cultivé en présence de maltose et de xylose à 0,1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100 en fournit la preuve. L'enveloppe brune englobe un plectenchyme de structure très régulière, dont les cellules diminuent de taille vers l'intérieur.

En ce qui concerne les milieux à décoctions, ils sont généralement inférieurs aux milieux synthétiques. Néanmoins, sur décoction à 1 p. 100 de farine de maïs gélosée, on observe des glomérules constitués d'un plectenchyme lâche sans enveloppe (fig. 13). La présence, au centre de ces glomérules, de cellules riches en protoplasme, me permet de les assimiler aux ébauches de pycnides, représentées par la figure 4 (Fig. XXV).

23. — *Ovularia alpina* Massal.

(Fig. XXVII.)

A l'*Ovularia sphæroidea* se rattache de près une autre espèce, trouvée sur les feuilles d'*Alchemilla alpina* ; elle se distingue essentiellement de l'*Ovularia haplospora*, sur *Alchemilla vulgaris*, par ses réactions en culture : l'une produit très volontiers ses sclérotés en milieu artificiel, l'autre n'en forme jamais.

L'*Ovularia alpina* a été étudié par VASSILJEWSKY, dont les résultats me sont demeurés inconnus.

La présence du parasite se manifeste par l'apparition, à la face supérieure des limbes, de taches brun foncé, limitées primitivement par les nervures. Cette teinte se transmet peu à peu aux parties voisines, et les feuilles, ainsi attaquées,

périssent prématurément. A l'intérieur des cellules épidermiques dégénérées, on trouve des bourrelets bruns plectenchymateux, constituant la partie basale des conidiophores ; ceux-ci s'allongent en filaments conidifères (fig. 1, Fig. XXVII), qui produisent des conidies unicellulaires, légèrement contractées au centre, et mesurant 13μ en moyenne. Ensuite, après la chute de la feuille, il se constitue des sclérotés, dont l'enveloppe, plus ou moins régulière, se soude étroitement aux débris brunis des tissus (fig. 2). Ces sclérotés peuvent aussi évoluer en pycnides à microspores. Parfois leur tissu sporigène est comme dégénéré (fig. 3).

Mes expériences de culture m'ont permis de fournir de plus amples détails sur les carpophores d'*Ocularia alpina*.

En ce qui concerne les cultures sur lames, le Champignon donne un mycélium producteur de conidies, identiques à celles se constituant dans la nature (fig. 4).

En tubes les colonies se présentent généralement sous forme d'amas blancs velouteux (fig. 5) (1) ; elles ont, au contraire, une surface glabre et une teinte rose lorsque, en présence de glucose à 1 p. 100, la concentration de la substance azotée est augmentée à 1 p. 100 (fig. 6) (2).

Voici comment se manifeste l'influence de la nutrition sur la structure du Champignon.

La plupart des milieux favorisent la production des sclérotés. Ceux-ci restent à l'état d'ébauches isolées, en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100 (fig. 7), mais se massent en stromes, lorsqu'on décuple la teneur en $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ (fig. 8). Les loges pycnidiennes sont occupées par des cellules globuleuses, distinctement délimitées, pareilles à celles que j'ai figurées par le dessin 3.

En présence de KNO_3 à 1 p. 100, additionné de glucose à 0,1 p. 100, on trouve des glomérules sans aucune différenciation (fig. 9). Mais il suffit de choisir une dose optimale de glucose (1 p. 100) et de réduire à 0,1 p. 100 la teneur en KNO_3 .

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.



Fig. XXVII. — *Ocularia alpina*. — 1, Conidiophore ; 2, Sclérote ; 3, Pycnide (nature) ; 4, Mycélium sur lame ; 5-6, Cultures en tubes ; 7-12, Glomérules, sclérotés et pycnides (cultures). (Gros. : 560, 160, 160, 560, 1, 1, 110, 110 480, 160, 160, 160.)

pour obtenir une différenciation très prononcée des carpophores ; on observe, dans l'épaisse enveloppe brune, un parenchyme incolore qui renferme, à son tour, un tissu sporigène, remarquable par ses cellules riches en protoplasme (fig. 10).

Sur peptone, c'est généralement l'enveloppe qui prédomine, et les pycnides se confondent dans un strome commun ; en présence de peptone à 0,1 p. 100, le tissu sporigène reste rudimentaire (fig. 11) ; au contraire, avec peptone à 1 p. 100, il est bien différencié (fig. 12).

Mes essais de culture sur décoctions gélosées, qui m'avaient donné de si bons résultats chez *Ovularia bulbigera*, ont abouti à un échec complet chez *Ovularia alpina*.

En résumé, cette espèce a une tendance très prononcée à former des organes de conservation. On pourrait y voir un caractère adaptionnel aux conditions réalisées dans les régions alpines.

24. — *Graphium pallescens* (Fuck.) Magn. (Fig. XXVIII.)

Après avoir étudié la biologie des *Ovularia*, j'attirerai l'attention sur une autre espèce : *Graphium pallescens*, parasite des feuilles de *Stellaria nemorum*. Elle a été décrite par MAGNUS, qui la rattache au genre *Ovularia*, vu la structure de son appareil conidifère. Pour le reste, il ne donne aucune indication relative à son développement. FÜCKEL, ayant constaté la connexion entre un pareil conidiophore et un périthèce, qu'il attribue au *Sphærella Stellariæ*, considère celui-là comme forme parfaite du *Graphium pallescens*. Voilà tous les renseignements que j'ai pu trouver dans la littérature.

Le *Graphium pallescens* produit, dès le mois de mai, sur les feuilles de son hôte, de grandes taches circulaires, jaunâtres, qui se dessèchent à bref délai. A leur face inférieure se constituent des duvets blancs, après quoi la feuille entière jaunit et tombe à terre, où elle se décompose rapidement.

Des coupes dans des taches jeunes montrent que le para-

site condense ses filaments bruns à l'intérieur de la cavité

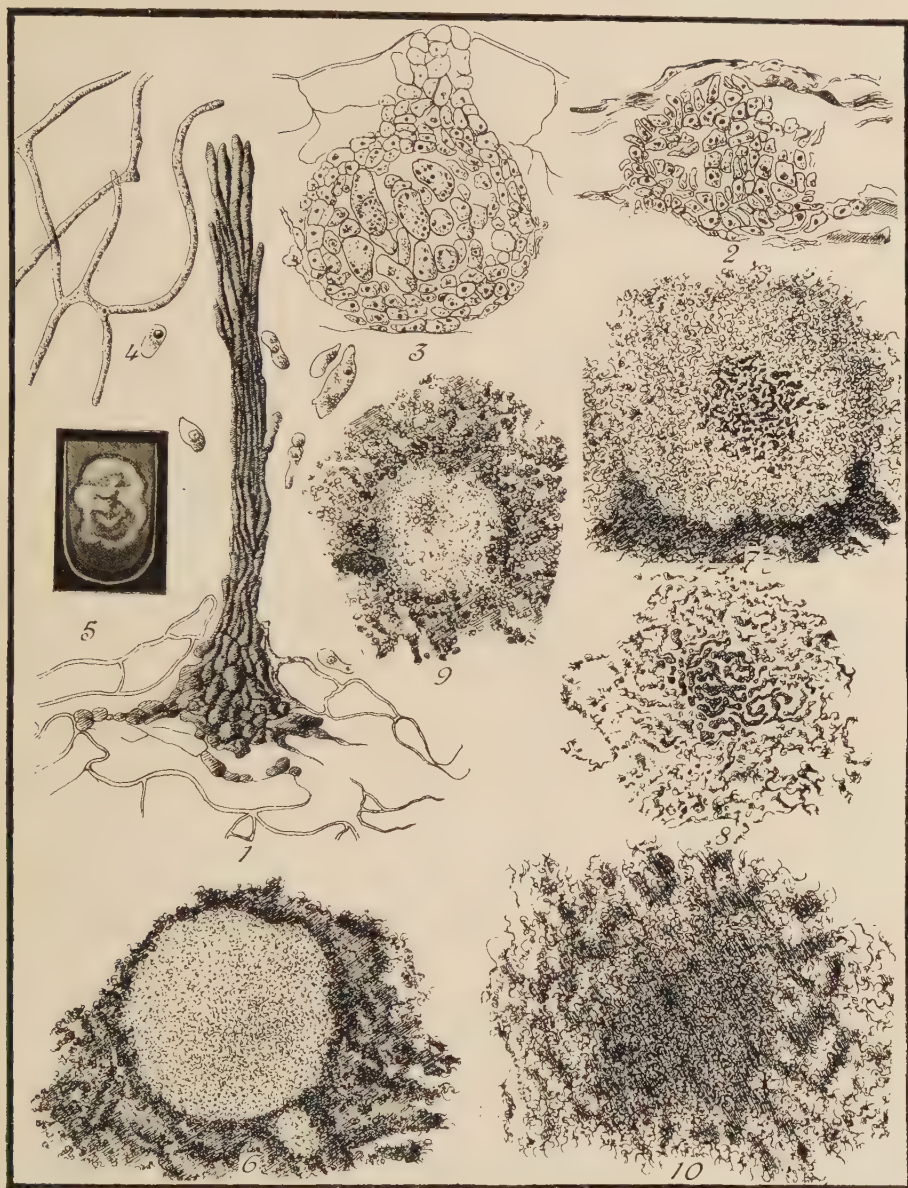


Fig. XXVIII. — *Graphium pallescens*. — 1, Conidiophore; 2-3, Ébauches de carpophores endosporés; 4, Mycélium sur lame; 5, Culture en tube; 6-10, Pycnides et glomerules cultivés. (Gross. : 560, 250, 250, 560, 1, 94, 94, 94, 94, 94.)

stomatique. Les conidiophores s'allongent considérablement

au-dessus du niveau épidermique et donnent des filaments conidifères, étroitement soudés en une colonnette élancée (fig. 1, Fig. XXVIII). Les hyphes peuvent aussi se séparer sur un parcours plus ou moins long.

Le conidiophore du *Graphium pallescens* se rapproche donc de celui que développent certains *Ramularia* et *Ocularia*. Leur ressemblance est augmentée par le fait qu'il produit, à son sommet, des conidies unicellulaires, arrondies ou ovales. Celles-ci se détachent par un callus.

Dans les feuilles jaunies et succombées au parasite, j'ai repéré des glomérules constitués de petites cellules à disposition concentrique (fig. 2). Plus tard, ces glomérules s'entourent d'une enveloppe mince ; il s'agit vraisemblablement de pycnides ébauchées (fig. 3). La fragilité de mon matériel hiberné m'a empêché d'en trouver l'état adulte. Cette lacune a été comblée par mes observations en milieu artificiel.

Cultivées sur lames, les conidies donnent un mycélium, formé d'hyphes hyalines, fréquemment fusionnées (fig. 4) ; dans les parties plus anciennes, elles prennent une teinte légèrement foncée, mais nulle part elles ne donnent des conidies.

Cultivé en tubes, le Champignon présente un aspect analogue à celui qu'il offre à la surface du limbe : fin duvet blanc, pulvérulent, effacé sur les bords (fig. 5) (culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100). Les nombreuses variations apportées à la composition des géloses n'ont pas modifié sensiblement l'aspect des colonies.

L'intérêt de mes cultures réside dans le fait qu'elles m'ont permis d'attribuer au *Graphium* une catégorie de carpophores qu'on ne lui connaissait pas jusqu'à présent : ce sont les pycnides. On en trouve des ébauches dans presque toutes les cultures, mais leur degré de différenciation dépend essentiellement de la nature des milieux ; d'une manière générale, elles sont plus évoluées sur géloses à base de décoctions que sur agars synthétiques ; ainsi, sur agar de malt, il y a production de pycnides globuleuses à nombreuses microspores (fig. 6). En présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine

à 0,1 p. 100, l'enveloppe reste partiellement rudimentaire, alors que le tissu sporigène est bien différencié (fig. 7).

Quand on remplace l'asparagine par du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$, l'enveloppe fait complètement défaut (fig. 8). En présence de KNO_3 , la cavité pycnidienne est ébauchée, mais elle ne renferme pas de tissu sporigène différencié (fig. 9). La cavité manque en présence de glucose à 1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 1 p. 100. Finalement, avec de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100, il ne subsiste plus que des glomérules de forme irrégulière (fig. 10).

L'identification des cultures a été facilitée par la réussite de mes expériences d'infection. Les conidies, produites en milieu artificiel, ont été inoculées, le 17 mai, sur la face supérieure des feuilles de *Stellaria nemorum* ; dès le 24 mai, ont apparu les taches brunes qui se couvraient d'efflorescences blanches, si typiques pour le *Graphium pallescens*. Le même résultat a été obtenu une seconde fois avec une autre culture, nouvellement isolée.

CERCOSPORA

Cercospora est un autre genre qui présente de nombreuses analogies avec *Ramularia*. Leurs caractères morphologiques et biologiques se ressemblent à un tel degré qu'il est parfois difficile de les séparer l'un de l'autre.

Beaucoup de classificateurs ont considéré comme caractère distinctif des deux genres la teinte olivâtre des hyphes. En réalité, la pigmentation n'est pas constante, mais elle dépend essentiellement de l'âge du mycélium et aussi de sa nutrition. (*Cercospora Apii*, selon KLOTZ; *Cercospora Kikuxii*, selon MATSUMOTO).

La présence d'apressoirs ne peut être considérée comme caractère générique ; je l'ai indiqué également pour le genre *Ramularia*.

Qu'en est-il des autres caractères considérés comme typiques pour le genre *Cercospora*?

J'ai constaté moi-même, chez les *Cercospora Ceratoniae*,

que le mycélium, ayant envahi le tissu lacuneux et le tissu palissadique, se masse dans les cavités stomatiques et donne un strome compact, producteur des éléments conidifères. Des observations analogues ont été faites par FRANCK chez le *Cercospora canadensis*. Dans d'autres cas, les conidiophores percent directement l'épiderme. Les deux possibilités étant réalisées, il n'existe donc, à cet égard, aucune différence avec ce que j'ai constaté chez le *Ramularia*.

V. HÖHNEL attribue une valeur taxonomique toute particulière au fait que les conidiophores sont indépendants ou en rapport avec les stomates; au contraire, v. LINDAU y voit un caractère indifférent, nullement spécifique. Il estime que la constitution des conidiophores est uniquement en rapport avec la nature de l'hôte. Je me range à l'avis de v. LINDAU.

Les ressemblances entre les deux genres se poursuivent quant à la structure des conidiophorès. Chez le *Cercospora*, comme chez le *Ramularia*, les filaments, variqueux ou droits, sont munis de papilles d'où se détachent les conidies.

Seule la forme des conidies semble fournir un caractère distinctif; elles sont toujours plus longues dans le genre *Cercospora* et munies de cloisons transversales plus nombreuses.

Mais cette règle souffre de nombreuses exceptions.

Il existe ainsi un *Ramularia Virgaureæ* qui, selon v. HÖHNEL; pourrait être considéré tout aussi bien comme *Cercospora*, vu que ses filaments conidifères s'amincissent légèrement à leur extrémité. Le même fait a été signalé sur le *Cercospora reticulata* nord-américain.

Rien de plus variable que la forme des conidies. Leur longueur dépend surtout de leur âge. Chez le *Cercospora juncicola* (selon KASAI), les conidies sont claviformes, tant que jeunes; dans le *Cercospora Antirrhini*, elles peuvent se maintenir pendant longtemps sans s'allonger.

La longueur des conidies dépend aussi des influences saisonnières, comme l'a montré WELLS pour les *Cercospora* des Philippines; elles atteignent leur maximum de grandeur pendant la période sèche; puis, pendant la période de

pluie, leurs dimensions acquièrent une valeur constante.

Il existe enfin, selon WELLS, des rapports entre la longueur des conidies, d'une part, et la nature de l'hôte et le mode d'infection, de l'autre. Celles provenant d'infections artificielles sont toujours plus longues que les conidies qu'on trouve dans la nature.

Forme et dimensions des conidies peuvent, par conséquent, ne pas avoir pour le *Cercospora* la valeur taxonomique que leur attribuaient les classificateurs.

Certains auteurs ont vu un caractère générique de premier ordre dans la disposition des conidies en chaînes ramifiées, qui ne serait jamais réalisée dans le genre *Cercospora*. Cette thèse s'écroule par suite de la découverte, par BREFELD, de conidies en chaînes chez le *Cercospora Thalictri*; on sait, d'autre part, que certains *Ramularia* ont des conidies isolées.

Les analogies entre les deux genres se retrouvent en ce qui concerne leurs organes de conservation; on a signalé la présence de sclérotés pour certaines espèces (par exemple, *Cercospora beticola*), suivant VUILLEMIN et TAKIMOTO. Chez d'autres *Cercospora*, par exemple *Cercospora Bolleana* (selon HIGGINS), et *Cercospora Heveæ* (selon VINCENS), on a découvert des pycnides; celles-ci se constituent, suivant VINCENS, par l'entrelacement et la ramification de filaments mycéliens, situés immédiatement en dessous de la base des conidiophores. Pour d'autres espèces, finalement, on a décrit des périthèces; tel est le cas du *Cercospora microsora*, qui est en rapport avec *Mycosphærella millegrana* (KLEBAHN); puis, du *Cercospora cerasella*, en rapport avec *Mycosphærella cerasella* (ADERHOLD). FÜCKEL suppose qu'il y a une connexion entre *Cercospora Ariæ* et *Mycosphærella cinerascens*.

Les périthèces semblent cependant être moins fréquents que chez le *Ramularia*; ils se constituent, selon BUTLER et WAKEFIELD, exclusivement dans des conditions spéciales. Très souvent ces organes avortent ou bien assument une nouvelle fonction, celle de produire des conidiophores (d'après les observations de HIGGINS sur *Cercospora Bolleana*).

Les ressemblances entre *Cercospora* d'une part et *Ramu-*

laria et *Ovularia* de l'autre se poursuivent, si nous comparons leurs caractères biologiques.

Les tubes germinatifs du *Cercospora Apii* et du *Cercospora canadensis* (FRANCK) pénètrent exclusivement par les stomates, situés soit sur la face supérieure, soit sur le côté inférieur des feuilles. Il en est de même pour le *Cercospora beticola*, où il existe, selon POOL, un rapport entre l'infection et les mouvements des stomates.

Cependant, l'infection des pétioles et des pédoncules et même des tiges semble être plus fréquente dans le genre *Cercospora* que dans le genre *Ramularia* [*Cercospora Cari* (WESTERDYCK), *Cercospora Antirrhini*].

Pour ce qui est des caractères cultureux du *Cercospora*, les colonies sont typiques par leur pigmentation olivâtre ; toutefois les hyphes sont incolores à l'état jeune (*Cercospora Kikuxii*) ; elles produisent rarement des conidies chez *Cercospora Cari*, pas du tout dans d'autres espèces, comme par exemple *C. Bolleana*. Même là où les conidies sont plus abondantes (*Cercospora Apii*), elles sont peu différenciées du mycélium, auquel elles restent attachées. Enfin, chez *Cercospora Thalictri*, BREFELD a obtenu, en cultures, soit ascogènes, soit conidigènes, un mycélium brun, producteur de conidies claviformes très typiques.

On peut donc, en résumé, se ranger à l'avis de WESTERDYCK, suivant lequel la faculté de produire des conidies en culture est essentiellement différente, selon les espèces considérées.

Quant au développement, en milieu artificiel, des pycnides et des sclérotés, on n'en possède aucun renseignement précis. KLEBAHN trouve qu'ils ne mûrissent pas en culture.

Voilà, brièvement résumées, nos connaissances relatives à la morphologie et à la biologie des *Cercospora*. Il en résulte que les limites établies entre le genre *Cercospora* et le genre *Ramularia* sont plus ou moins arbitraires.

Mes propres recherches sur le genre *Cercospora* ont porté sur quatre espèces ; deux d'entre elles ont été trouvées comme parasites de feuilles caduques ; les deux autres ont été récoltées sur des hôtes à feuilles persistantes. La question qui m'a

intéressé le plus était de savoir jusqu'à quel degré les caractères biologiques des hôtes retentissent sur les particularités de leurs parasites respectifs.

25. — *Cercospora Malvarum* Sacc.

(Fig. XXIX.)

Cercospora Malvarum est un parasite du *Malva moschata*, dont il infecte généralement les feuilles, en produisant des taches rouge foncé, limitées par les nervures ; mais il peut également envahir les pétioles et les tiges. Les parties centrales de ces taches, une fois desséchées, se couvrent, après des périodes de pluie, de conidiophores, ayant la forme de minimas efflorescences blanches.

A l'intérieur des plages infectées, on observe un mycélium brun, olivâtre, constitué de filaments irrégulièrement vari-queux, orientés dans tous les sens (fig. 1, Fig. XXIX). En dessous de l'épiderme, ces hyphes se massent en glomérules, ébauches de conidiophores ; ceux-ci s'allongent en filaments conidifères, soudés à leur base, mais libres aux extrémités (fig. 2). Ils engendrent les conidies, typiques par leur longueur. Comme organes d'hivernation, j'ai rencontré, dans les feuilles mortes, des pycnides remplies de filaments vari-queux. Celles-ci sont mûres dès le mois de décembre et présentent, à leur intérieur, de minimas spores ovales, mesurant 3-5 μ de longueur (fig. 3).

La preuve que le parasite hiverne par des pycnides a été fournie par mes cultures. Inoculées sur lames, les conidies donnent un mycélium d'une teinte olivâtre, dont les filaments sont tortueux et irrégulièrement entrelacés, tout comme dans la nature (fig. 4).

Cultivé sur milieux synthétiques, le Champignon produit des colonies dont l'aspect dépend essentiellement de la composition du milieu, en particulier de la concentration de la source azotée. En présence de 0,1 p. 100 de peptone ou d'asparagine (et de glucose à 1 p. 100), c'est le mycélium aérien qui prédomine, constituant un duvet blanc, cotonneux (fig. 5). Lorsqu'on augmente à 1 p. 100 ces substances, il se

produit, au contraire, une croûte verruqueuse, brun olivâtre (fig. 6) ; celle-ci se forme également en présence de KNO_3 ;

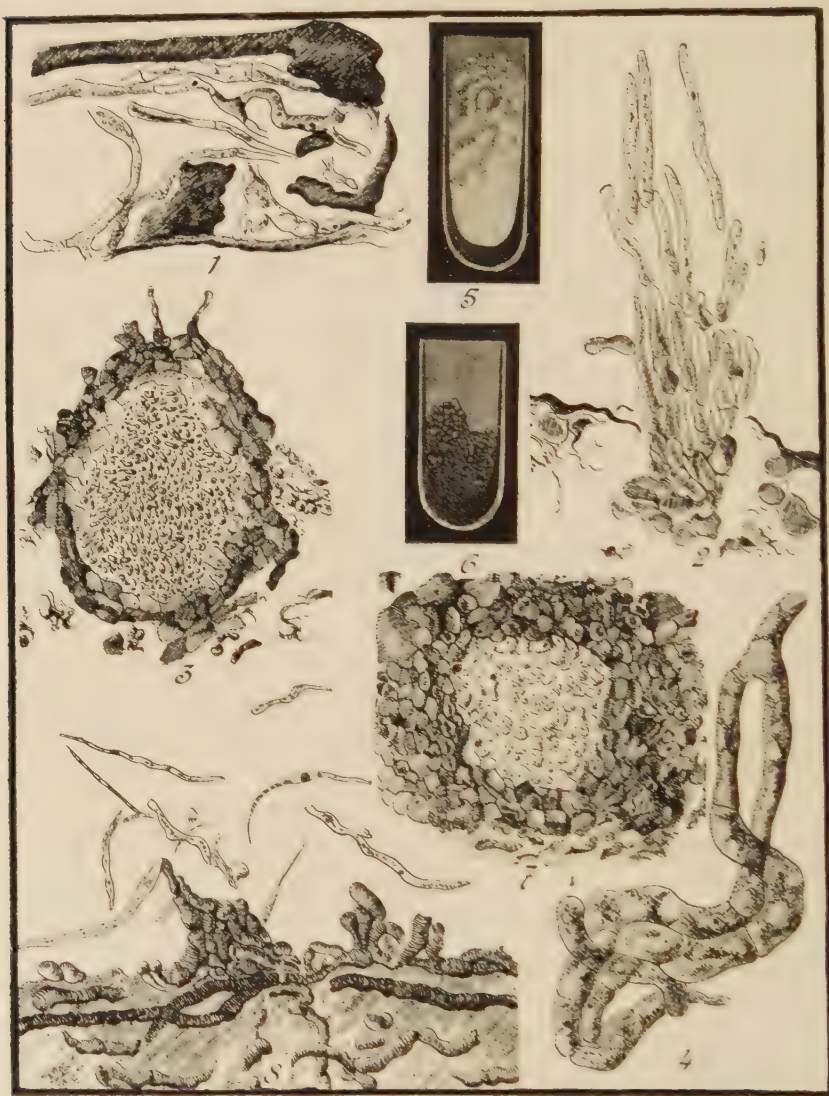


Fig. XXIX. — *Cercospora Malvarum*. — 1, Mycélium ; 2, Conidiophore ; 3, Pycnide (nature) ; 4, Mycélium sur lame ; 5-6, Cultures en tubes ; 7, Pycnide ; 8, Conidiophores (cultures). (Gross. : 600, 270, 270, 600, 1, 1, 270, 270.)

sur $(\text{NH})^2\text{SO}_4$, les colonies prennent une couleur blanche ou blanc rosé.

L'étude microscopique des diverses cultures m'a démontré que la forme cotonneuse des colonies est due à la prédominance du mycélium aérien ; au contraire, les croûtes foncées résultent de l'entrelacement plectenchymateux du mycélium.

D'autre part, on découvre à l'intérieur de ces stromes des carpophores plus ou moins évolués ; en particulier, lorsqu'on combine 1 p. 100 de peptone avec 1 p. 100 de glucose, il se constitue des loges circulaires, renfermant un tissu sporigène (fig. 7). Nulle part ailleurs je n'ai rencontré pareille différenciation.

En présence de KNO_3 à 0,1 p. 100, additionné de glucose à 1 p. 100, le Champignon donne un mycélium brun, orienté parallèlement à la surface du milieu et présente des glomérules, de place en place.

Des filaments allongés, de forme plus ou moins régulière, comparables aux conidies, naissent sur les conidiophores rudimentaires (fig. 8). L'analogie avec ce que signale WESTERDYCK chez le *Cercospora Cari* est évidente.

Mes cultures ont finalement été le point de départ de mes expériences d'infection. Ayant déposé une suspension de mycélium sur les feuilles de *Malva moschata* (le 17 mai 1925), les premières taches brunes typiques se sont présentées vers la fin du mois ; à leur surface ont apparu, vers le 6 juin, des efflorescences de conidies.

26. — *Cercospora Mercurialis* Passer.

(Fig. XXX.)

Sur les feuilles de *Mercurialis perennis*, j'ai trouvé, au mois de juillet, des taches circulaires d'une couleur argentée, entourées d'un liséré brun. A leur centre ont apparu, après des périodes de pluie, des petites touffes olivâtres. L'étude microscopique m'a montré qu'il s'agissait des conidiophores du *Cercospora Mercurialis*.

Les taches sont parcourues d'un mycélium brun, qui se masse, de place en place, en glomérules, constitués de grandes cellules. Ces glomérules s'allongent vers la surface de la feuille, dont ils percent l'épiderme (fig. 1, Fig. XXX). Ainsi se consti-

tuent les premiers filaments conidifères, bruns et épais. D'autres cellules du glomérule se joignent à elles et donnent, de proche en proche, un faisceau de filaments, rayonnant à partir d'un point central (fig. 2). Leur rôle est d'engendrer des conidies. Il en naît plusieurs par filament, et elles s'en détachent par des callus, d'où l'aspect variqueux du conidio-phore.

Dans les feuilles mortes, succombées à l'infection, j'ai pu faire les observations suivantes : on trouve, à l'intérieur des plages nécrosées, de grands sclérotés globuleux à centre non différencié ; à un moment donné, ces organes produisent un tissu sporigène, formé de petites cellules, plus ou moins allongées ; au contraire, l'enveloppe, fusionnée à sa périphérie avec les tissus dégénérés de l'hôte, est constituée de grandes cellules arrondies.

Le tissu sporigène, peu étendu, tant que jeune, se prolonge vers la périphérie de l'ébauche et atteint sa maturité au printemps. A ce moment, les cellules se sont allongées en spores ayant la forme de bâtonnets de 3 à 4 μ de longueur (fig. 4). La déhiscence des pycnides s'effectue avant le mois de mai ; plus tard, on n'en trouve plus que les enveloppes vides. Ces carpophores correspondent d'ailleurs, par leurs dimensions, aux pycnides du *Phyllosticta Mercurialis* Sacc.

Les colonies du *Cercospora Mercurialis* sont aussi grandes que celles du *Cercospora Malvarum* ; leur mycélium aérien présente une teinte olivâtre, et le mycélium intramatriciel communique à la gélose une coloration noire, qui apparaît aussi sur les bords des colonies (fig. 5) (1).

Des coupes faites dans les différentes cultures m'ont montré que le Champignon s'adapte moins bien au milieu artificiel que le *Cercospora Malvarum*. En présence de KNO_3 , les carpophores sont représentés par une accumulation de cellules, riches en protoplasme. Les contours de ces glomérules deviennent plus réguliers, subsphériques en présence de glucose à 0,1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100 (fig. 6) ; mais nulle part, même avec azote organique, on n'observe la

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

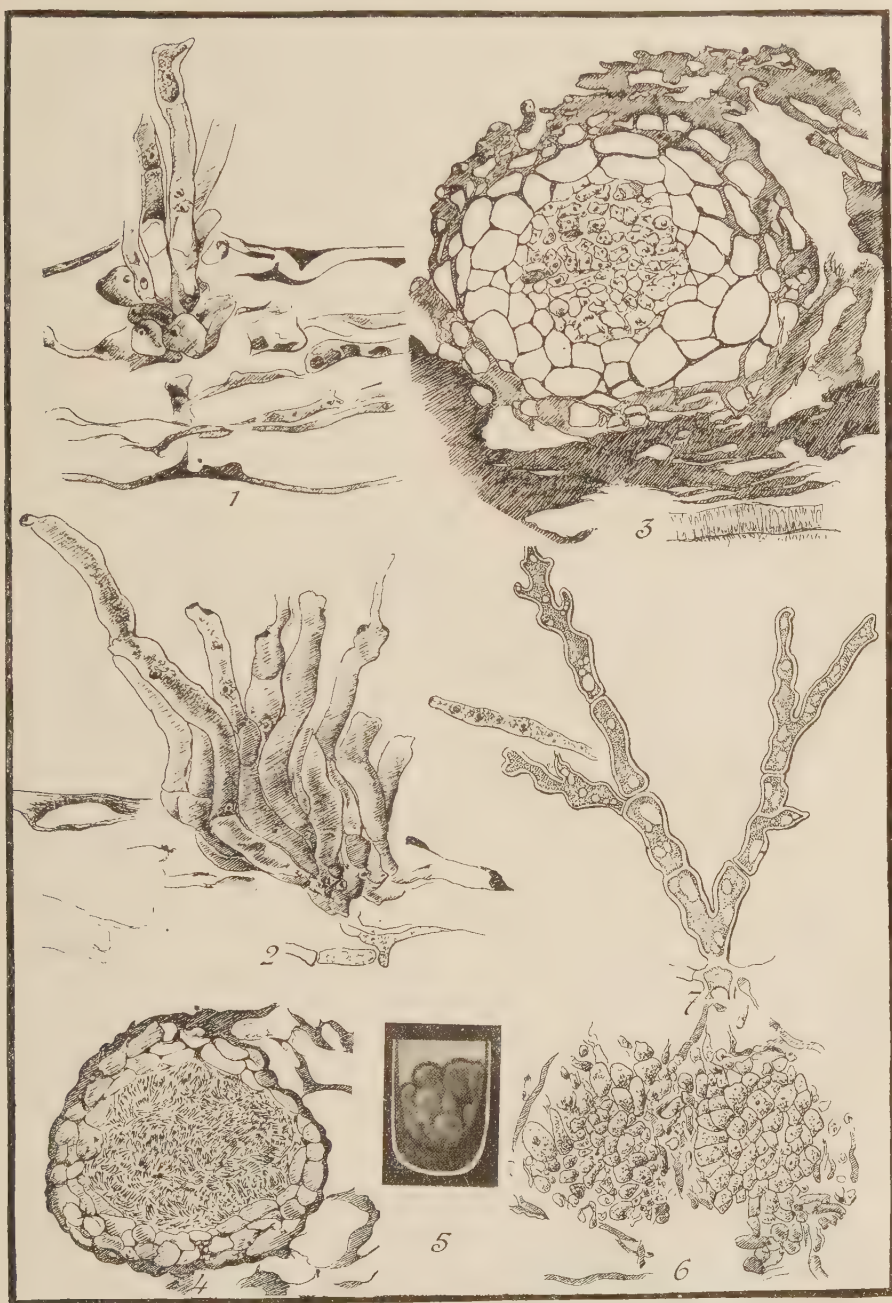


Fig. XXX. — *Cercospora Mercurialis*. — 1-2, Conidiophores; 3-4, Pycnides (nature); 5, Culture en tube; 6, Glomérule (cultivé); 7, Mycélium sur lame. (Gross. : 600, 600, 490, 490, 1, 270, 600.)

moindre différenciation des tissus sporigènes. L'emploi de milieux à décoctions ne m'a pas fourni d'autres résultats.

Sur lames, le Champignon donne un mycélium très typique par la forme variqueuse et la coloration brune de ses cellules (fig. 7). Jamais il ne produit des conidies, pas plus que *Cercospora Malvarum*, auquel il se rattache de près par ses réactions.

Tout autrement se comporte le *Cercospora Ceratoniae*.

27. — *Cercospora Ceratoniae* Pat. et Trab.

Ayant traité la biologie de cette espèce dans un précédent mémoire (1925), je me bornerai à en récapituler les principaux faits.

Le parasite, pénétré dans les feuilles du Caroubier, en amène la nécrose ; il produit un mycélium brun abondamment ramifié qui parcourt le tissu palissadique et se localise ensuite dans les cellules épidermiques ; là il donne des plectenchymes qui rompent les parois de l'hôte et se transforment en conidiophores. Dans les tissus morts se produisent ensuite les pycnides à enveloppes minces, fusionnées directement avec le strome conidifère ; elles représentent les organes d'hibernation les plus importants ; le stade ascospore, découvert par MAIRE, est bien moins fréquent.

Le Champignon est peu sensible à l'action du milieu de culture ; quelle qu'en soit la constitution, il se présente sous forme de touffes blanches, cotonneuses. Celles-ci sont formées d'un plectenchyme compact, à épaisses parois brunies, producteur des conidies ; seul l'agar à 1 p. 100 d'asparagine et à 1 p. 100 de glucose renferme des glomérules, typiques par le contenu protoplasmique épais de ses cellules. C'est en vain que j'ai essayé de stimuler leur développement, par le transport d'un milieu riche en un milieu pauvre. Nulle part les glomérules n'ont évolué davantage.

D'autre part, j'ai pu faire quelques observations sur l'influence des milieux à décoctions.

Sur lames couvertes d'une mince couche d'agar de carottes, les conidies naissent en buissons à la surface du mycélium ;

par contre, sur agar de salep, les filaments se massent en stromes.

28. — **Cercospora Smilacina** Sacc.

(Fig. XXXI et XXXII.)

J'ai récolté le *Cercospora Smilacina* en Algérie, où il est très fréquent sur les feuilles du *Smilax aspera*. Comme ces feuilles, sclérophylles typiques, se distinguent fondamentalement des feuilles caduques du *Malva moschata* et du *Mercurialis perennis*, l'étude de leurs parasites respectifs s'annonçait particulièrement intéressante.

La présence du Champignon se manifeste par l'apparition de taches pourpres, qui s'agrandissent et se dessèchent au centre en prenant une coloration brune. Sur les plages, circonscrites par un liséré rouge, on voit apparaître, en novembre, après les pluies automnales, de nombreuses petites touffes olivâtres, à peine visibles à l'œil nu. Elles ne tardent pas à disparaître et sont remplacées par des corpuscules noirs qui font saillie à la surface des taches foliaires. C'est sous cet aspect que se présente la maladie pendant toute l'année, jusqu'en automne. Les anciennes taches s'agrandissent et confluent.

Des coupes faites dans des taches jeunes révèlent un mycélium brun, situé en dessous des cellules épidermiques (fig. 1, Fig. XXXI). A sa surface se constituent des glomérules qui, à leur tour, évoluent en véritables stromes conidifères, distincts, par leur plus grande taille, des conidiophores du *Cercospora Malvarum* et du *Cercospora Mercurialis* (fig. 2). Au lieu de disparaître après la production des filaments conidifères, ils se maintiennent et continuent à s'agrandir. Leur croissance se localise principalement sur la face inférieure (fig. 3) ; ici s'ébauche un plectenchyme intramatrix, qui pousse de plus en plus à l'intérieur des tissus foliaires (fig. 4). Par son expansion, le strome primitif est soulevé passivement à la surface de la feuille. Dès lors, son rôle est achevé. Exposé à toutes les intempéries, il s'effrite au courant de l'hiver.

Quant au plectenchyme intramatrix, il continue à évoluer, protégé par les débris de l'ancien strome. On distingue, à sa

surface, une enveloppe brune, et, à son intérieur, un groupe de cellules, riches en protoplasme, entourées d'un pleeten-



Fig. XXXI. — *Cereospora Smilacina*. — 1. Mycélium ; 2-3. Conodiophore ; 4-6, développement des pycnides (?) ; 7, Périthèce (nature). (Gross. : 400.)

chyme incolore (fig. 5). A une saison plus avancée, vers le printemps, ces ébauches présentent les nouveaux caractères

suivants : le stromé protecteur est fendu longitudinalement par un canal, rempli de cellules filamenteuses, irrégulières (fig. 6). D'autre part, au fond du carpophore, on découvre



Fig. XXXII. — *Cercospora Smilacina*. — 8, Mycélium et conidies sur lame ; 9-10, Cultures en tubes ; 11-14, Pycnides ; 15, Tissu sporigène (culture). (Gross. : 1 000, 1, 1, 176, 176, 176, 176, 1040.)

quelques cellules qui ressemblent à des proasques. Ce seraient, par conséquent, des périthèces ébauchés. Ailleurs, le contenu du carpophore se fractionne en petits articles polygonaux, comme le tissu sporigène d'une pycnide. S'agirait-il d'un cas exceptionnel d'avortement précoce de l'ébauche périthéciale ?

Quoi qu'il en soit, le développement normal des périthèces prédomine. Ces organes atteignent leur maturation relativement tard, à la fin du mois de mai seulement. Leur identification est facile, par suite de la présence, à leur sommet, du strome primitif (fig. 7). A l'abri de ce tissu a évolué un périthèce de taille relativement petite, qui renferme des asques mûrs, légèrement plus larges à leur base. Les ascospores sont bicellulaires, allongées, peu obtuses d'un côté et mesurent $11 : 2,5 \mu$ (1). Leur maturation définitive est retardée jusqu'au mois de juin.

Cercospora Smilacina se cultive facilement en milieu artificiel, lorsqu'on ensemence les conidies, développées en automne. Cultivées sur lames, elles donnent un mycélium incolore au début, brunâtre dans la suite, dont les cellules sont irrégulièrement cloisonnées et renferment plusieurs noyaux de taille minime. Ce mycélium produit de courtes branches latérales à disposition perpendiculaire. Il s'agit de filaments conidifères, comme le démontre la figure 8 (Fig. XXXII). A leur extrémité se forment, par bourgeonnement (*a*, *b*), des conidies ovales ou cylindriques, unicellulaires au début (*c*). Celles-ci s'allongent et deviennent fusiformes et bicellulaires (*d*, *e*). Elles s'accroissent principalement par leur partie apicale, qui se cloisonne transversalement (*f*, *g*, *h*). L'évolution des conidies passe, par conséquent, d'un stade *Ovularia* et par un stade *Ramularia*, à l'état définitif de *Cercospora*.

Quant aux conidiophores, développés sur le mycélium adulte, bruni, ils se rapprochent davantage, par leur différenciation, de ceux qu'on trouve dans la nature (*i*).

Les cultures en tubes nous fournissent ensuite de plus amples informations sur la nature des carpophores intramatricaux.

Les colonies du *Cercospora Smilacina* se présentent sous forme de touffes velouteuses d'une teinte tantôt grisâtre, tantôt olivâtre (fig. 9 et 10) (2). En présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$,

(1) Mesure faite sur du matériel fixé.

(2) Fig. 9 : Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100. — Fig. 10 : Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

les colonies restent généralement stériles ; au contraire, dans la plupart des autres milieux, elles donnent, suivant leur composition, des pycnides plus ou moins évoluées : en présence de glucose à 1 p. 100 et de KNO_3 à 1 p. 100, c'est le tissu sporigène qui prend le dessus ; il constitue une large assise, dépourvue d'enveloppe et située au-dessous de la surface gélosée (fig. 11). Lorsqu'on réduit à 0,1 p. 100 la teneur en KNO_3 , les carpophores s'individualisent et s'entourent d'une mince enveloppe (fig. 12). En présence d'azote organique, c'est, au contraire, l'enveloppe qui prédomine ; il se produit alors un strome relativement massif qui renferme des loges, de forme plus ou moins régulière ; à leur intérieur, on découvre un tissu sporigène peu différencié (fig. 13, glucose à 1 p. 100 et asparagine à 1 p. 100 ; fig. 14, glucose à 1 p. 100 et peptone à 1 p. 100).

J'ai essayé, par différentes méthodes, de stimuler la maturation des carpophores intramatricaux. Je me suis servi, entre autres, d'un milieu qui avait rendu de bons services à *ZIKES* pour la production, en culture, des périthèces d'*Aspergillus*. Sur ce milieu, renfermant du sucre de canne à 7 p. 100, de l'asparagine à 1 p. 100, du K^2HPO_4 à 0,5 p. 100, la différenciation de mes carpophores était plus nette qu'ailleurs ; la figure 15 montre une vue partielle de leur tissu sporigène, très typique.

Il résulte de l'étude des cultures que le *Cercospora Smilacina* peut donner des pycnides, comme le faisaient supposer mes observations dans la nature.

SEPTORIA

Je me suis demandé, ensuite, quelle est l'influence du milieu nutritif sur les carpophores chez d'autres espèces, où prédomine la fructification endosporée. Pour trancher cette question, j'ai choisi comme matériel d'études le genre *Septoria* ; celui-ci présente l'avantage de renfermer de nombreuses espèces, très répandues, qui s'adaptent facilement aux milieux artificiels.

Avant d'exposer mes propres observations, je passerai en revue la littérature relative à l'organographie et la culture des *Septoria*.

En ce qui concerne les *caractères systématiques du genre*, les auteurs ont indiqué comme tels la présence, en dessous de l'épiderme, de pycnides globuleuses ou lenticulaires, à tissus plectenchymateux, percées d'un canal ostiolaire. Les pycnides renferment des spores en bâtonnets ou en files, munies de plusieurs cloisons transversales.

Ainsi compris, le genre *Septoria* est mal délimité des genres voisins, tels que *Phleospora*, *Cylindrosporium*, etc. D'une manière générale, ses caractères génériques manquent de précision.

On n'a, tout d'abord, pas tenu compte du fait que rien n'est plus variable que la structure des pycnides. Elle dépend de la nature du milieu dans lequel vit le parasite.

Ainsi, chez le *Septoria Graminum*, leurs dimensions sont en rapport avec l'épaisseur des limbes envahis par le parasite. Avec les dimensions des pycnides varient celles des pycnospores (MANGIN).

Forme et grandeur des pycnides et des pycnospores dépendent aussi des changements saisonniers. A l'approche de l'hiver, on peut trouver, dans les pycnides de certaines espèces, des pycnospores normales et des microspores globuleuses. En fin de saison, ces micropycnides subsistent seules et se chargent de l'hibernation. Dans d'autres cas, au contraire, les pycnides normales se maintiennent à l'intérieur des feuilles mortes ; je l'ai prouvé moi-même chez le *Septoria Lycopersici*, et KLEBAHN chez le *Septoria Apii*. Chez d'autres espèces, les pycnospores formées à l'approche de l'hiver perdent leur faculté germinative, pour l'acquérir à nouveau au printemps suivant (*Septoria nodorum*, selon WEBER). Dans d'autres cas encore, le tissu sporigène subit un arrêt complet en automne et ne donne des pycnospores normales qu'au retour du printemps (*Septoria Podagrariae*, d'après mes propres observations). Ailleurs, les pycnides ébauchées peuvent coexister en hiver avec les pycnides mûres. Ensuite, chez *Septoria scabiosicola*, les pycnides, produites en automne, cessent de

fonctionner avant l'approche de l'hiver et se vident complètement; il s'en forme de nouvelles au printemps; celles-ci sont dispersées sur toute la surface des feuilles hibernées, par contraste aux pycnides d'été, localisées sur les plages nécrosées.

Finalement, chez un nombre restreint d'espèces, les pycnides abandonnent complètement leur rôle d'organes d'hibernation; elles sont remplacées par les périthèces. On a signalé ces organes chez *Septoria Populi* (BREFELD et KLEBAHN), *Septoria Glumarum* (VOGLINO), *Septoria Podagrariæ* (POTEBNIA), *Septoria piricola*, *Septoria Hippocastani*, *Septoria Ribis*, *Septoria Rosæ* (KLEBAHN), *Septoria Sorbi* (LAIBACH), *Septoria* sur *Prunus pennsylvanica* (HIGGINS).

Après cet aperçu sommaire de l'organographie des *Septoria*, je passe à leurs réactions en milieu artificiel. On sait que les *Septoria* poussent lentement au début, mais qu'ils augmentent de vigueur au cours des repiquages. Les colonies se présentent généralement sous forme de croûtes noires qui confèrent leur pigmentation au milieu de culture (*Septoria Hippocastani*, *scabiosicola*, *pyricola*). Plus tard, ces croûtes se couvrent d'un duvet blanc, cotonneux. Puis il y a production, plus ou moins abondante, des pycnides, desquelles exsudent les pycnospores sous forme d'un amas mucilagineux. En culture, ces pycnides sont souvent de plus grande taille que celles qu'on trouve dans la nature; de même leurs enveloppes sont plus foncées.

Du type signalé ci-dessus, le *Septoria Apii*, cultivé par LAIBACH, présente une modification intéressante. Cette espèce renferme deux races, dont l'une, *punctiformis*, produit, sur lames, des conidies libres, et en tubes des colonies, renfermant de nombreuses pycnides; l'autre, *maculiformis*, donne exclusivement du mycélium végétatif et ne fructifie dans aucun milieu.

A leurs caractères distinctifs en milieu artificiel correspondent des caractères analogues en milieu naturel. Le *S. A. punctiformis* donne ses pycnides sans qu'il y ait lésion et, par conséquent, décoloration en jaune des plages envahies; au contraire, *S. A. maculiformis* produit des taches jaunes dépourvues de pycnides. LAIBACH suppose que le *maculi-*

formis est issu par mutation du *punctiformis* ; il attribue également à des mutations régressives l'avortement des périthèces, si fréquent chez la plupart des *Septoria*.

Le cas du *Septoria Apii* (auquel se rattache le cas analogue du *Septoria Sorbi*) nous intéresse particulièrement ; il démontre que les caractères biologiques d'un parasite retiennent aussi sur ses réactions culturales.

De ces réactions, qu'on pourrait qualifier de normales, il y a lieu d'en distinguer d'autres qui sont attribuables à l'influence nocive des milieux. Certaines espèces (*Septoria Ribis* selon VASSIELJEWSKY, *Septoria Rubi* selon LAIBACH) produisent, en culture, des stromes ayant l'aspect de pycnides, mais qui restent complètement stériles. D'autres (*Septoria Aceris*, *Septoria Rosæ*) forment exclusivement des pycnides à microspores globuleuses.

Finalement, les pycnides disparaissent complètement (chez *Septoria Lycopersici*), lorsque le semis est trop dense (STEVENS et HALL).

Quelques remarques encore, relatives aux cultures sur lames. LAIBACH trouve que la plupart de ses *Septoria* présentent la particularité de former des tubes germinatifs incurvés qui donnent un mycélium fréquemment anastomosé. Ce mycélium, qu'il soit conidigène ou ascogène, produit sur ses parties âgées, notamment à la surface de l'ancienne spore, des conidies libres, identiques aux pycnosporos. De pareilles conidies se constituent de préférence sur agar à l'eau ; mais ce milieu ne peut être considéré comme spécifique à la production des spores, par le fait que beaucoup d'espèces n'y forment qu'un mycélium stérile.

Après cet aperçu relatif à la morphologie et la biologie du genre *Septoria*, je passe à mes propres observations.

29. — *Septoria Galeopsidis*.

(Fig. XXXIII et XXXIV.)

Parmi les espèces qui ont fait l'objet de mes études, le *Septoria Galeopsidis* est l'une des plus intéressantes. Ce parasite produit, sur la face inférieure des feuilles de *Galeopsis*

Tetrahit, des taches verdâtres, anguleuses, limitées par les



Fig. XXXIII. — *Septoria Galeopsidis*. — 1, Pycnide (nature); 2, Mycélium sur lame; 3, Culture en tube; 4-6, Pycnides cultivés; 7, Tissu sporigène. (Gross. : 170, 600, 1, 70, 70, 70, 600.)

nervures ; elles brunissent finalement et offrent des cor-

puscules noirs, à peine visibles à l'œil nu ; ce sont les pycnides.

Vues au microscope, ces pycnides se présentent sous forme de cupules, immergées dans les tissus dégénérés. De leur ostiole s'échappent, sous forme de cirrhes, des pycnospores filiformes (fig. 1, Fig. XXXIII).

Prélevées aseptiquement et déposées sur lames, elles donnent un mycélium hyalin, irrégulièrement cloisonné. Ses filaments contractent des anastomoses fréquentes (fig. 2), comme on l'a vu également dans d'autres *Septoria* ; mais elles ne produisent nulle part, même pas sur agar à l'eau, des spores libres.

Bien plus intéressantes sont les cultures en tubes. Extérieurement les colonies ne présentent aucune particularité remarquable : elles sont constituées tantôt de croûtes brunâtres, tantôt d'un léger duvet blanc, floconneux, tantôt d'un mélange des deux (fig. 3) (1). Autour des plages centrales apparaissent des corpuscules noirs, qui sont les pycnides.

La production soit du mycélium, soit des pycnides, dépend essentiellement de la composition du milieu. Ce fait est particulièrement frappant, lorsqu'on choisit le $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ comme matière azotée. En présence de glucose à 0,1 p. 100, il n'y a que des pycnides dont le nombre et la taille vont en augmentant avec la concentration du sel d'ammonium ; au contraire, sur glucose à 1 p. 100, le mycélium aérien gris verdâtre domine au début, et les pycnides apparaissent après coup sur les parties anciennes des colonies. Sur milieux peptonisés abondent les pycnides ; elles constituent d'épaisses croûtes noirâtres et communiquent leur teinte à la gélose. En présence de KNO_3 ou d'asparagine, il y a un mélange de pycnides et de mycélium végétatif.

Des observations, relatées ci-dessus, il appert que *Septoria Galeopsidis* réagit avec force et spontanéité aux influences de la culture.

Pour obtenir de nouvelles réactions, j'ai varié dans de plus fortes proportions la composition des milieux, en changeant à la fois la concentration du sucre et celle de l'azote ; ensuite,

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100.

j'ai remplacé la glucose par un mélange équivalent de maltose et de xylose ; enfin j'ai préparé des géloses à décoctions de riz, de gruau, d'amidon et de blé.

Or, les milieux ainsi réalisés ne répondaient pas aux espoirs que j'avais fondés sur eux. Les géloses amylacées, en particulier, ne convenaient pas du tout au parasite. La substitution de l'amidon à la glucose avait comme unique effet de diminuer la production du mycélium aérien et de faire disparaître entièrement les pycnides.

Contrairement à ce que j'avais constaté pour les pycnides des *Ramularia* et des *Ovularia*, le $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ constitue une excellente source d'azote pour le Champignon. En présence, par exemple, de glucose à 1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,1 p. 100, les pycnides sont exactement pareilles, par leur forme, à celles qu'on trouve dans la nature. Seules leurs dimensions sont augmentées, comme d'habitude. L'enveloppe est munie d'un ostiole apical, d'où s'échappent les pycnosporos filiformes (fig. 4). En présence de glucose à 0,1 p. 100 et de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100, elle s'épaissit, et les pycnosporos deviennent plus grosses (fig. 5). Ailleurs, les enveloppes manquent complètement. Ceci est le cas lorsque les pycnides sont entassées les unes sur les autres. Elles sont alors remplacées par des touffes de pycnosporos développées à l'intérieur de la gélose (fig. 6). D'autre part, l'augmentation de la glucose à 2 p. 100, avec diminution simultanée à 0,05 p. 100 du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, a comme résultat la suppression complète des pycnides.

J'ai profité de l'abondance des pycnides dans mes cultures pour étudier de près leur sporogénèse. Voici mes résultats : les cellules brunes, qui tapissent la face inférieure de la cavité pycnidienne, s'enrichissent subitement en protoplasme et subissent des divisions nucléaires (fig. 7) ; puis elles se cloisonnent et se détachent les unes des autres et s'allongent directement en pycnosporos.

Je passe à présent aux cultures renfermant du KNO_3 comme source d'azote. En présence de ce sel, les pycnides gardent leur forme normale, mais elles donnent des spores à développement incomplet ; au lieu de s'allonger, celles-ci restent courtes et ont une forme irrégulièrement tordue (fig. 9,

Fig. XXXIV) (4). J'ai essayé de remédier à cet état de choses en augmentant soit la concentration du sucre, soit celle du KNO_3 . Or, l'excès de glucose favorise unilatéralement le développement de l'enveloppe. Il se produit un strome compact renfermant des loges pycnidiennes (fig. 8) (2). Les pycnospores à l'intérieur de ces loges restent anormales.

J'ai fait, ensuite, l'opération contraire, en portant à 4 p. 100 la concentration du KNO_3 . Dans ces conditions, l'enveloppe devient mince, et le tissu sporigène demeure rudimentaire (fig. 10). Somme toute, les milieux à KNO_3 conviennent mal au *Septoria Galeopsidis*. Ce sel est nuisible au développement normal des pycnides à une dose qui, chez les *Ramularia*, favorise au contraire leur croissance. Les anomalies disparaissent, en effet, lorsqu'on diminue à 0,05 p. 100 la concentration du KNO_3 .

Étudions finalement les cultures sur azote organique. La présence de peptone a comme conséquence le développement exubérant, principalement de l'enveloppe pycnidienne ; le tissu sporigène, au contraire, prend une forme irrégulièrement étoilée (fig. 11). Ces mêmes caractères se manifestent sur tous les milieux à peptone, même déséquilibrés (par exemple en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 3 p. 100, ou de glucose à 4 p. 100 et de peptone à 1 p. 100). La figure 12 montre, à un fort grossissement, la structure anormale d'un pareil tissu sporigène.

J'ai constaté finalement que la peptone ne peut remplacer la glucose comme source de carbone. Ainsi, en présence de peptone à 2 p. 100 avec une quantité sous-optimale de glucose (0,05 p. 100), les dimensions des pycnides sont considérablement réduites et les spores restent rudimentaires (fig. 13).

Finalement, les cultures faites sur asparagine m'ont révélé des faits intéressants. Les pycnides, tout en gardant leurs dimensions normales, renferment exclusivement des spores bactérioides (fig. 14). La substitution à la glucose d'un mélange

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 4 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

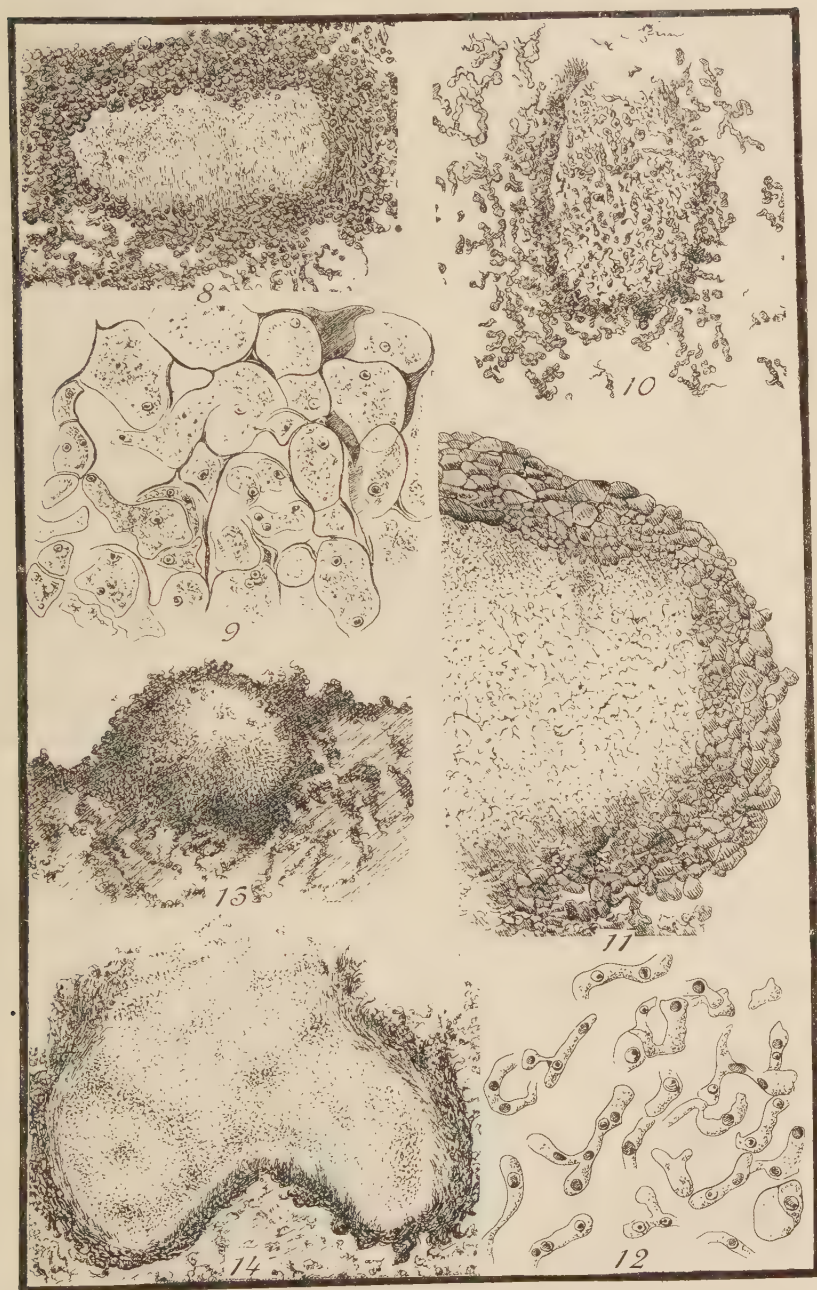


Fig. XXXIV. — *Septoria Galeopsidis*. — 8, 10, 11, 13, 14, Pycnides cultivées; 9, 12, Tissus sporigènes. (Gross.: fig. 8-14: 70, 600, 70, 170, 600, 70, 70.)

de maltose et de xylose ne modifie pas leur aspect. L'effet nocif de l'asparagine disparaît lorsqu'on diminue à 0,1 p. 100 sa concentration.

30. — *Septoria Unedonis* Rob. et Desm.

(Fig. XXXV.)

Au *Septoria Galeopsidis* s'oppose, par son habitat, le *Septoria Unedonis*, parasite de sclérophylles typiques. L'étude de ses réactions, en milieu artificiel, semble donc, *a priori*, présenter un intérêt tout particulier.

J'ai observé le parasite, pendant toute l'année, en Algérie, à l'intérieur des petites taches pourpres dont se couvrent les feuilles de l'*Arbutus Unedo*. Ces taches s'agrandissent irrégulièrement et prennent, après leur dessiccation, une teinte jaunâtre, à l'exception du bord, où se maintient la couleur purpurine. Au centre des plages nécrosées apparaissent de minimes corpuscules noirs, proéminents, qui sont les pycnides.

La formation des pycnides présente certaines particularités. Le mycélium, situé en dessous de l'épiderme, se masse en glomérules constitués de petites cellules à membranes très foncées. Cette coloration est particulièrement intense à la surface des ébauches, où elle voile complètement la structure cellulaire. Il se constitue donc un bouclier compact, analogue à celui que j'ai décrit chez le *Cercospora Smilacina* (fig. 1, Fig. XXXV). Ce massif s'élargit de plus en plus et rompt finalement, par son extension, le tissu épidermique. Dans la même mesure, la partie basale de l'ébauche se creuse dans le mésophylle nécrosé (fig. 2). A son intérieur se différencie un tissu sporigène qui évolue en pycnospores (fig. 3). Celles-ci sont évacuées par un canal longitudinal qui se creuse dans le bouclier. On les voit apparaître sous forme de cirrhes roses lorsqu'on place les pycnides pendant quelques jours en chambre humide.

Cultivées sur lames, les pycnospores donnent un mycé-

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

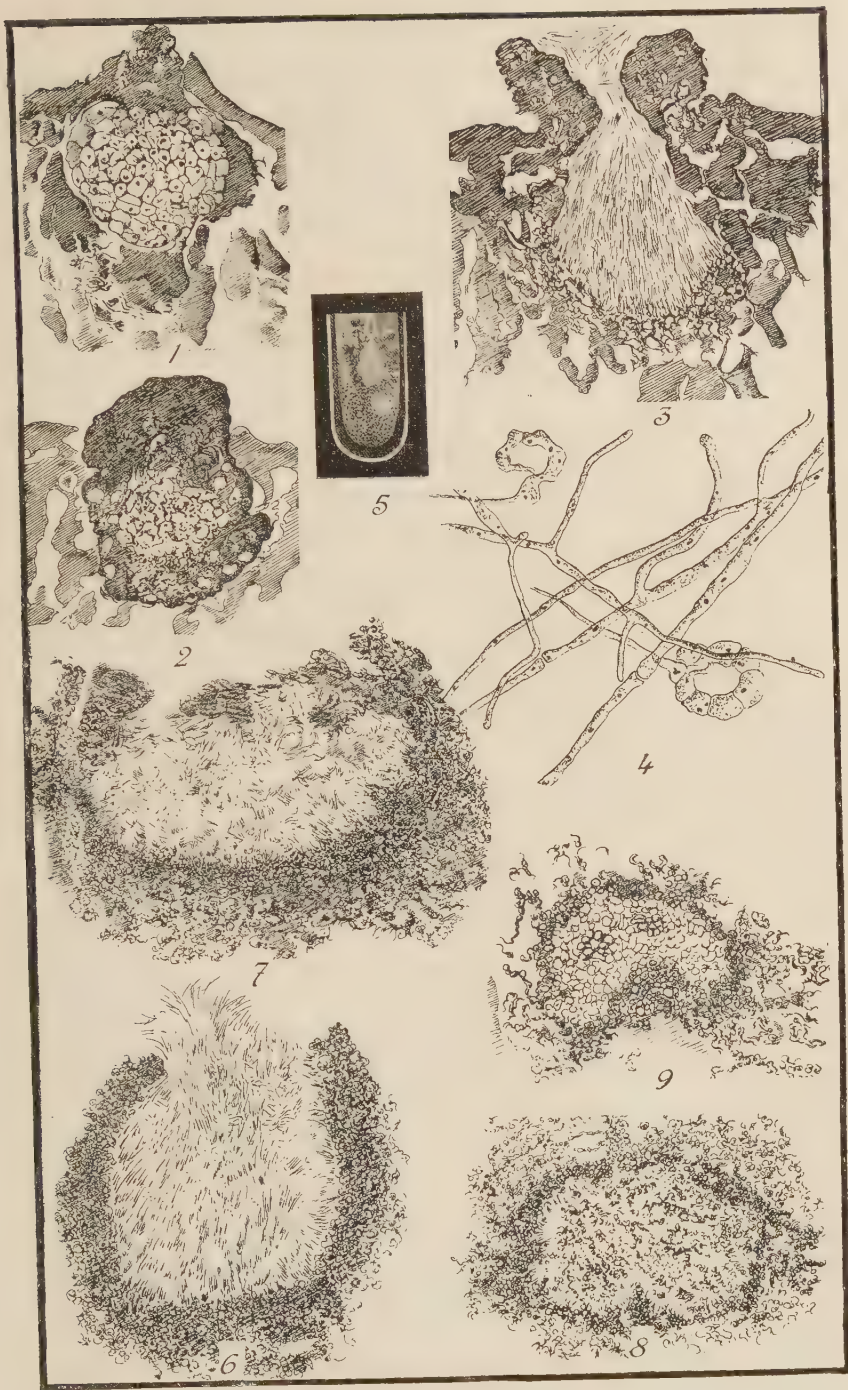


Fig. XXXV. — *Septoria Unedonis*. — 1-3, Développement des pycnides ; 4, Mycélium sur lame ; 5, Culture en tube ; 6-9, Pycnides cultivées. (Gross. : 270, 270, 270, 600, 1, 110, 110, 110, 110.)

lium très grêle et ramifié à cellules polynucléées. Il présente la particularité de produire par endroits des cellules plus épaisses, disposées en crosse d'évêque ; mais nulle part il n'y a eu, dans mes cultures sur lames, la moindre trace de fructifications (fig. 4).

En tubes gélosés, le Champignon ressemble beaucoup au *Septoria Galeopsidis* (fig. 5) (1). On y observe tantôt des pycnides, tantôt un mycélium aérien, tantôt un mélange des deux. En présence de KNO_3 , le mycélium prend le dessus, lorsqu'on lui adjoint comme source de carbone 1 p. 100 de glucose. Dans la même mesure que s'accroît le mycélium, le nombre des pycnides va en diminuant. Cette corrélation entre mycélium et pycnides est moins nette sur les milieux autres que nitrates.

L'étude macroscopique des cultures m'a démontré que les pycnides sont aussi abondantes que chez le *Septoria Galeopsidis*. Elles se distinguent de celles se développant en milieu naturel par leurs dimensions plus considérables et par l'absence du bouclier apical. On pourrait interpréter ces différences de la façon suivante : pour percer les tissus, particulièrement coriaces, de la feuille de l'Arbousier, le parasite se heurte contre une résistance bien plus grande qu'à l'intérieur de la gélose. Arc-boutés contre l'épiderme massif, ses tissus sont comprimés en une croûte compacte, amorphe.

Étudions à présent la structure des pycnides cultivées en milieux synthétiques. À part l'absence du bouclier apical, elle ne diffère pas essentiellement de celle réalisée à l'intérieur des feuilles (sauf pour leurs dimensions). Les pycnides sont fusionnées par groupes en présence de peptone.

Cultivées à la lumière, elles se développent plus en surface qu'à l'obscurité.

Leur structure est tout à fait régulière en présence de KNO_3 (fig. 6) (1). Sur $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, elles renferment des spores plus courtes (fig. 7) (2). Par contre, l'asparagine est franchement

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et du KNO_3 à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

défavorable à leur croissance normale. Leur enveloppe est lacuneuse, et les tissus sporigènes sont constitués d'un mélange de filaments variqueux, irréguliers (fig. 8) (1). Enfin, sur certains milieux à décoctions, comme par exemple sur agar de malt, les pycnides dégénèrent en glomérules rudimentaires (fig. 9).

31. — *Septoria Flammulæ* Passer.

(Fig. XXXVI.)

Le *Septoria Flammulæ* est une autre espèce récoltée en Algérie, où elle vit sur les feuilles caduques du *Clematis Flammula*; le parasite produit de larges taches circulaires d'un rouge brunâtre au début. Leur centre se dessèche, mais les plages infectées gardent un aspect très typique par la présence d'un large ourlet purpurin. A leur intérieur apparaissent des corpuscules noirs proéminents à disposition concentrique.

Des coupes m'ont démontré qu'il s'agit de pycnides. Celles-ci diffèrent des organes correspondants du *Septoria Unedonis*, mais ressemblent, au contraire, aux pycnides du *Septoria Galeopsidis*. Elles sont caractérisées par l'absence d'une enveloppe compacte et d'un bouclier apical (fig. 4, Fig. XXXVI), ce qui correspond tout à fait à leur habitat. Leurs spores, mesurant 25 à 35 μ , sont unicellulaires et bien plus courtes que chez le *Septoria Galeopsidis*.

Les feuilles du *Clematis Flammula*, infectées dès le mois de décembre, se dessèchent et tombent au courant de l'hiver. Au printemps, on les trouve jonchant le sol et transformées par la sécheresse en une masse friable. Néanmoins, les pycnides, renfermées à leur intérieur, maintiennent leur vitalité et ne diffèrent pas, comme aspect, des pycnides d'hiver.

Les pycnospores sont exsudées sous forme de cirrhes orangées qui présentent un matériel très pur pour la culture. Sur lames, elles donnent un mycélium stérile, moins grêle que chez *Septoria Unedonis*; la parenté des deux Champignons ressort de la production, chez l'un et chez l'autre, de fila-

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

ments mycéliens, enroulés parfois en crosse d'évêque (fig. 2).

En milieu synthétique, les colonies se distinguent de celles du *Septoria Unedonis* par leur consistance et leur couleur. Elles se présentent toujours sous forme de touffes cotonneuses de couleur brun-rouille (fig. 3) (1), entourées de petits corpuscules noirs qui sont les pycnides. La nuance des colonies varie d'ailleurs suivant la nature du milieu. Elle est d'un brun foncé en présence de peptone à 1 p. 100 ; au lieu d'être cotonneuse, la surface des colonies y devient glabre ; en présence de peptone à 0,1 p. 100, le mycélium aérien prend une couleur blanc rosé. La couleur brun-rouille, typique pour les colonies sur agar de malt, réapparaît en présence de KNO_3 .

L'étude microscopique m'a montré que les pycnides sont nombreuses dans presque tous les milieux. Leur structure se rapproche le plus de celle réalisée dans la nature, lorsqu'on choisit la peptone ou le KNO_3 comme matière azotée (fig. 4) (2). En présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, la cavité pycnidienne est remplie partiellement par les spores, qui sont moins longues qu'ailleurs (fig. 5) (3). Finalement, sur gélose à asparagine, les pycnides sont réduites à des amas subsphériques d'hyphes brunes, dépourvues de toute différenciation (fig. 6) (4). Même régression de la structure en milieu à décoctions. Ainsi, sur agar de malt, les contours des pycnides deviennent irréguliers, et leur tissu sporigène n'est presque pas différencié.

Somme toute, les réactions du *Septoria Flammulæ* à l'influence du milieu de culture se rapprochent de celles que j'ai signalées pour le *Septoria Unedonis*.

32. — *Septoria silvicola* Desm. (Fig. XXXVII.)

J'ai récolté ce parasite au mois de mai sur les limbes adultes ou dépérissants de l'*Anemone nemorosa*. Sa présence se

(1) Culture sur malt gélosé.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du KNO_3 à 1 p. 100.

(3) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

(4) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 0,1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

manifeste par l'apparition de taches brunes qui s'étendent en sens longitudinal. Les parties infectées se couvrent de



Fig. XXXVI. — *Septoria Flammulæ*. — 1, Pycnide (nature); 2, Mycélium sur lame; 3, Culture en tube; 4-6, Pycnides et glomérule (cultivés). (Gross. : 30, 1 300, 1, 130, 130, 170.)

pycnides, corpuscules noirs desquels sortent, après des pluies, des cirrhes blanches. Finalement, les feuilles infectées se recroquevillent et se dessèchent prématurément.

Des coupes faites dans des limbes nouvellement infectés nous permettent de repérer le mycélium du parasite. Celui-ci est constitué de filaments grêles, polynucléés, étroitement figés aux parois cellulaires. Les hyphes pénètrent directement à l'intérieur des cellules et les désorganisent entièrement (fig. 1, Fig. XXXVII). Le mycélium disparaît à un état plus avancé de l'infection, lorsque le parasite a passé à la fructification.

L'aspect des pycnides dépend principalement de leur emplacement dans les tissus. Elles sont cupuliformes dans les couches supérieures (fig. 2), subsphériques dans les assises plus profondes. La cavité pycnidienne est remplie de pycnospores allongées.

Autrement se présentent les pycnides pendant l'hibernation du parasite ; des coupes faites dans ces organes, au mois de décembre, montrent qu'ils ont considérablement épaissi leurs enveloppes. Des pycnospores il ne subsiste que des touffes isolées (fig. 3). La cavité pycnidienne est bordée de filaments variqueux représentant, selon toute évidence, des spores ébauchées, mais arrêtées dans leur développement par les conditions défavorables de l'hiver. Je ferai remarquer que des stades analogues existent chez le *Septoria Galeopsidis* cultivé sur peptone. Les cultures du *Septoria silvicola* lui-même ne m'ont fourni aucun renseignement relatif à leur déterminisme.

Sur lames, le parasite produit un mycélium hyalin (fig. 4), dont les branches latérales, considérablement élargies, peuvent se transformer en *appressoria* (fig. 5).

L'inoculation de ce mycélium sur des feuilles vivantes déclenche les symptômes typiques de la maladie, en particulier le brunissement sectorial des limbes. Mais nulle part je n'ai pu constater la production de pycnides, pas plus qu'en milieu artificiel.

Les colonies du *Septoria silvicola* offrent la particularité intéressante de se creuser à l'intérieur de la gélose ; leur mycélium aérien est toujours faiblement développé (fig. 6) (1).

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 2 p. 100 et du KNO_3 à 0,05 p. 100.

J'ai repiqué ce mycélium sur différents milieux renfermant 0,05, 1,2 ou 4 p. 100 de glucose, combinée à des sels azotés de la même concentration. L'extérieur des colonies n'a pas changé

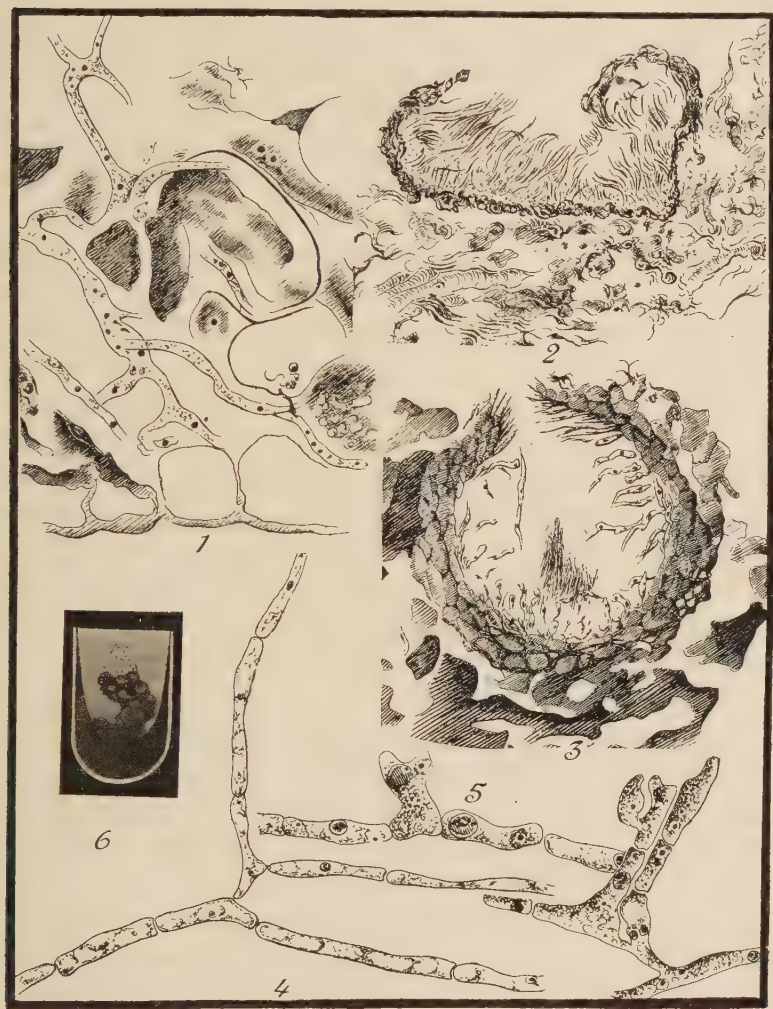


Fig. XXXVH. — *Septoria silvicola*. — 1, Mycélium ; 2-3, Pycnides (nature) ; 4-5, Mycélium sur lame ; 6, Culture en tube. (Gross. : 600, 176, 270, 600, 600, 1.)

sensiblement, malgré les nombreuses variations apportées à la constitution du milieu. Seul l'aspect du mycélium aérien a été modifié. J'ai constaté, entre autres, que sur un excédent de glucose le Champignon donne une croûte cérébroïde.

L'effet n'est pas différent lorsqu'on remplace la glucose par un mélange de maltose et de xylose, ou lorsqu'on se sert de certains milieux spéciaux recommandés par les mycologues (milieu de Lutz, tiges stérilisées, etc.). Nulle part dans mes cultures, même âgées de plusieurs mois, je n'ai pu découvrir la moindre trace d'une pycnide. Le *Septoria silvicola* correspond donc, par ses réactions culturales, tout à fait au *Septoria Apii maculiformis*. Chez l'un et chez l'autre, toute modification du milieu artificiel est impuissante à déclencher la fructification.

Au *Septoria silvicola* qui réagit à l'influence du milieu artificiel par l'avortement complet de ses carpophores se rattachent d'autres espèces qui ne donnent, en culture, même plus de mycélium normal. Je cite le *Septoria Podagrariæ* (KILLIAN, 1926) (33). Ses conidies inoculées sur géloses ont produit un mycélium tout à fait rudimentaire, constitué de quelques cellules. Malgré sa taille réduite, le mycélium a engendré des conidies libres correspondant aux pycnospores. Enfin le *Septoria (Cylindrosporium) Heraclei* (KILLIAN, 1925) (34). Les pycnospores germent en culture, mais leurs tubes germinatifs, anormalement allongés, s'épuisent finalement sans donner de mycélium.

A l'incapacité croissante de ces deux espèces de s'adapter aux conditions artificielles correspondent certains caractères biologiques, tels qu'ils se manifestent, par exemple, dans leur hibernation. Chez *Septoria Heraclei*, la mort de l'hôte entraîne un arrêt précoce de la croissance et la production d'un strome à fructification endosporée.

Au contraire, *Septoria Podagrariæ* produit encore des pycnides d'hibernation avant l'épuisement complet de son hôte. Mais, à leur intérieur, les cellules génératrices des spores restent courtes au lieu de s'allonger et forment un réseau étoilé. Leur structure correspond tout à fait à celle observée chez *Septoria Galeopsidis* en présence d'un excès de glucose ou de peptone.

Finalement, lorsque les conditions sont particulièrement défavorables au développement des pycnospores, le tissu sporigène du *Septoria Podagrariæ* peut se fractionner en une

multitude de spores bactérioides, tout comme *Septoria Galeopsidis* quand on le cultive sur asparagine.

Il est impossible de déterminer les causes de ces réactions pour le *Septoria Podagrariæ* même, qui refuse tout développement en milieu artificiel. Mais on peut formuler certaines conclusions d'après le comportement des espèces voisines, adaptées aux milieux de culture. Si, par exemple, à l'intérieur des tissus de son hôte, le *Septoria Podagrariæ* réduit son enveloppe et donne des spores bactérioides, on peut attribuer ces réactions aux conditions défavorables de son milieu.

Cette conclusion est appuyée par le fait que l'asparagine, qui déclenche chez d'autres espèces l'apparition de spores bactérioides, est généralement un mauvais aliment pour les pycnides.

Aux espèces étudiées ci-dessus qui s'adaptent mal aux milieux artificiels s'oppose le

35. — *Phleospora Bupleuri*.

J'ai eu l'occasion de cultiver le *Phleospora Bupleuri*, particulièrement intéressant par la précision de ses réactions (Voir ma publication de 1925). Les colonies se présentent très différemment suivant la nature des milieux. Sur farine d'orge à 2 p. 100, il se forme un mycélium cotonneux, dépourvu de pycnides; au contraire, l'emploi de la farine de riz fait prédominer les pycnides aux dépens du mycélium.

Cultivée sur lames, cette espèce se distingue des *Septoria* étudiés ci-dessus par le fait qu'elle produit des conidies libres à la surface du mycélium. Ces conidies sont particulièrement nombreuses sur agar de Carottes, moins nombreuses sur agar de Salep; elles manquent complètement sur agar de malt.

Mes efforts pour déterminer les conditions que déclenchent ces réactions ont abouti aux résultats suivants. La réaction chimique du milieu intervient: sur agar de malt acidifié prévaut le mycélium, sur agar de malt alcalisé les pycnides, massées en croûtes noires. Le même effet peut être obtenu, en

milieux synthétiques, par les variations quantitatives de la glucose. En présence de glucose à 0,1 p. 100 prédominent les pycnides, avec glucose à 1 p. 100 abonde le mycélium.

La teneur du milieu en glucose retentit aussi sur l'emplacement des pycnides. Elles sont formées en surface avec glucose à 1 p. 100, en profondeur avec glucose à 0,1 p. 100.

Le rôle des matières azotées ressort nettement lorsqu'on varie par exemple le $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Les pycnides ont une structure normale et renferment des macrospores en présence de 0,1 p. 100 de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Lorsqu'on porte à 1 p. 100 sa concentration, elles produisent exclusivement des microspores (1).

Sur asparagine, il n'y a jamais de pycnides normalement développées. Elles sont remplacées par des glomérules renfermant de grandes cellules, riches en protoplasme. J'avais interprété ces dernières comme périthèces ébauchées. Mais l'expérience m'a montré que cette interprétation ne peut plus être maintenue. Je les considère aujourd'hui plutôt comme rudiments de pycnides, arrêtées à l'état d'ébauches.

Ayant repris plus tard mes essais avec les mêmes cultures, repiquées pendant deux ans, j'ai dû constater que leurs caractères avaient subi des changements importants. La croissance végétative prédominait et, au contraire, la production des pycnides était raréfiée. En outre, les réactions du Champignon avaient perdu leur précision. Tout me porte à croire que le parasite avait dégénéré en milieu artificiel.

HYPOMYCES

(Fig. XXXVIII et XL.)

D'après tout ce qui précède, il est impossible de réaliser un milieu spécifique pour la production des conidies. Il en est de même pour les pycnides ; les conditions qui déterminent leur formation dans une espèce ne la favorisent pas nécessairement dans une autre.

En ce qui concerne les conditions physiologiques déterminant

(1) Klebahn signale ces mêmes organes chez *Phleospora Ulmi* cultivé sur agar de Salep (Voir aussi la partie générale de mon travail, p. 263).

la genèse des périthèces, je ne puis donner aucun renseignement pour les espèces considérées. Ces organes, d'après ce que j'ai vu dans beaucoup de cas, présentent une tendance physiologique à avorter. L'action des conditions artificielles est impuissante à en stimuler la production.

Les genres *Ramularia*, *Ovularia*, *Cercospora* et *Septoria* se prêtent donc mal à l'étude de la morphogenèse des périthèces. Pour cette raison, j'ai dû porter mon choix sur un autre matériel. Je me suis décidé pour le genre *Hypomyces*, qui renferme des parasites de *Basidiomycètes* charnus. Ma décision a été inspirée par le fait que, dans leur milieu naturel, au moment de donner des périthèces, certains *Hypomyces* vivent en véritables saprophytes. Tel est le cas, par exemple, de l'*Hypomyces violaceus* et de l'*Hypomyces Solani*, qui produisent des périthèces en grande abondance, même après la disparition complète de leur substratum vivant. Dans d'autres espèces (*Hypomyces rosellus*, *aurantius*), la forme ascosporée a été observée moins fréquemment; chez l'*Hypomyces ochraceus*, elle est généralement remplacée par les sclérotés. Finalement, dans une troisième catégorie, représentée par l'*Hypomyces asterophorus*, elle est complètement supprimée.

De cet aperçu il ressort que la tendance à produire des périthèces est spécifiquement différente; voilà du moins ce que semblent prouver des observations directes; l'expérience seule pourra fournir des renseignements plus précis.

Avant de passer aux résultats de mes propres expériences, je jetterai un coup d'œil rapide sur la littérature relative à la culture du genre *Hypomyces*.

Des espèces appartenant à ce genre ont été cultivées en premier lieu par BREFELD. Cet auteur a obtenu une production abondante de périthèces chez *Hypomyces violaceus* en le cultivant sur pain imprégné de solution nutritive; lesdits organes ont apparu en dessous du mycélium aérien, dès le huitième jour. En même temps, il s'est formé des conidies, jamais des chlamydospores.

Pour ce qui est des autres espèces, également cultivées sur pain, elles n'ont jamais donné de périthèces. Tel est le cas,

par exemple, de l'*Hypomyces Linkii*, qui produisait des conidies et des chlamydospores ; ensuite des *Hypomyces ochraceus* et *rosellus*, qui donnaient encore des glomérules, derniers rudiments de périthèces. Chez certaines espèces disparaissent même les conidies, étouffées par la profusion des chlamydospores ; tel est le cas de l'*Hypomyces chrysospermus* et de l'*Hypomyces Pezizæ*. Finalement l'*Hypomyces lateritius* n'a même plus donné de mycélium en milieu artificiel.

Voilà, brièvement résumées, les observations de BREFELD sur les cultures d'*Hypomyces*. J'ai repris ses essais, et, pour donner plus de précision à mes résultats, je me suis servi principalement de milieux synthétiques.

Comme matériel d'étude, j'ai choisi : *Hypomyces rosellus*, *Hypomyces aurantius* et *Hypomyces chrysospermus*.

36. — *Hypomyces rosellus*. (Alb.) Schw. (Fig. XL.)

Il résulte de l'aperçu ci-dessus que BREFELD n'avait jamais obtenu dans ses cultures les périthèces d'*Hypomyces rosellus*. M. MAIRE, ayant fait des cultures, à son tour, a été plus heureux que BREFELD.

Cet auteur a prélevé aseptiquement les ascospores provenant de périthèces et les a déposées sur carottes à jus d'orange. Les cultures lui ont donné un stade conidien, primitivement décrit sous le nom de *Dactylium dendroides* ; celui-ci a continué à se former, pendant un an environ ; subitement, sans raison apparente, une culture a produit, avec la forme conidienne, des périthèces.

Ces organes ayant persisté pendant de nombreux repiquages, de 1920 jusqu'en 1923, M. MAIRE a eu l'obligeance de me passer la culture, qui semblait particulièrement intéressante pour mes études physiologiques. Je l'ai repiquée sur les milieux les plus divers, présumés spécifiques pour le développement de périthèces.

En outre, je me suis servi de mes milieux habituels en variant, dans de larges mesures, leur composition.

Mes essais, sur milieux renfermant une concentration très

élevée (20, 50, 60 p. 100) de glucose, ne m'ont pas fourni le résultat voulu. J'ai constaté que le parasite s'adapte très bien à toutes ces concentrations et qu'il y produit un épais duvet cotonneux. Mais nulle part il n'y a la moindre trace de péri-thèces, même après des mois de culture. Le résultat n'a pas changé pour des milieux à concentrations sous-optimales. Le Champignon y pousse moins bien, sans fructifier cependant.

Je me suis inspiré ensuite des résultats de quelques auteurs (que je citerai dans la partie générale) de faire fructifier certains Champignons par l'emploi *simultané* de plusieurs milieux. Dans ce but, j'ai déposé concentriquement deux géloses différentes, de manière à permettre au mycélium de les envahir successivement. Généralement j'ai combiné un milieu concentré avec un milieu dilué ou dépourvu d'aliments, et j'ai fait pousser le Champignon de l'un à l'autre, dans les deux sens. Insuccès complet.

Après de longs tâtonnements infructueux, je suis revenu de ces méthodes soi-disant spécifiques, mais inopérantes dans le cas particulier de l'*Hypomyces rosellus*.

J'ai préféré alors utiliser les milieux qui m'avaient servi pour mes études antérieures. Effectivement, l'*Hypomyces* y présente des réactions, frappantes par leur précision. J'ai observé tout particulièrement que le Champignon confère à chacun de ces milieux une coloration très typique, variable suivant la source d'azote et en rapport aussi avec l'hydrate de carbone ; prenons comme exemples les milieux contenant de l'asparagine ; en présence d'asparagine à 0,1 p. 100 et de glucose à 1 p. 100, il se produit un mycélium aérien cotonneux, blanc, disposé par zones ; le milieu prend une teinte typiquement orangée (fig. 1, Fig. XL) ; même résultat en présence de glucose à 1 p. 100 et d'asparagine à 1 p. 100 ; mais ici, la gélose prend une teinte rouge-saumon (fig. 2). Finalement sur agar à glucose à 0,1 p. 100 additionné d'asparagine à 0,1 p. 100, le mycélium aérien est faiblement développé, et la gélose a une teinte jaune très effacée ; puis, ce qui est particulièrement intéressant : après cinq semaines de culture, on voit surgir, au fond des tubes, une zone transversale d'un rouge-carmin très frappant. Celle-ci s'élargit

de plus en plus et montre, en fin de compte, des corpuscules plus foncés, saillants. Ce sont les périthèces (fig. 3).

La gamme des teintes résultant des réactions du Champignon à l'influence du milieu n'est pas épuisée : en remplaçant la glucose par la lévulose, la coloration de l'agar devient rose jaunâtre (fig. 4) (1). Sur xylose, elle vire au rouge-carmin (fig. 5) (2); d'autres teintes que je ne figure pas apparaissent sur arabinose ou galactose : en présence de ces sucres se constituent des petites touffes roses, cotonneuses ; mais nulle part il n'y a la moindre trace de périthèces. Ceux-ci sont confinés aux milieux glucosés.

En variant, sur ces milieux glucosés, la source d'azote, on observe la production abondante de périthèces, lorsqu'on combine la glucose à 1 p. 100 avec KNO^3 à 0,1 p. 100 (fig. 6). Le mycélium aérien, réduit à une touffe floconneuse blanche, reste localisé au bas du tube ; dans la partie supérieure, la gélose prend une teinte rose sur laquelle tranchent les périthèces; rouge-carmin.

On retrouve des périthèces sur des concentrations de glucose allant jusqu'à 5 p. 100, à condition que le pourcentage du sel azoté (asparagine, NH^4NO^3 , KNO^3) ne dépasse pas 0,1 p. 100. Mais, quelle que soit, dans ces milieux, la coloration des géloses, la production des périthèces est toujours liée à l'apparition préalable d'une pigmentation rouge.

Ce fait présente un intérêt tout particulier, vu que la coloration de la gélose indique un changement de sa réaction, dû au métabolisme du Champignon. Effectivement, la pigmentation rouge, précédant l'apparition des périthèces, résulte d'une alcalisation des milieux. Car on peut l'obtenir très facilement, en plaçant une goutte de soude sur un milieu devenu jaune par l'action du Champignon ; par exemple, sur une gélose à $(\text{NH}^4)^2\text{SO}^4$. Par suite du dégagement de H^2SO^4 résultant de son métabolisme, la réaction de cette gélose est acide et sa couleur, par conséquent, est jaune.

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la lévulose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la xylose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 0,1 p. 100.

J'ai extrait le pigment rouge, en traitant à l'alcool éthylique une culture d'*Hypomyces*, développée sur agar de malt. Le pigment jaune superposé au pigment rouge est resté inclus à l'intérieur de la gélose ; le filtrat rouge, placé dans des solutions de p_H différentes, vire au jaune entre $p_H = 4$ et $p_H = 5$.

D'après l'ensemble des réactions, on peut déterminer le pigment rouge comme lipochrome.

Il se retrouve dans les carpophores de certains *Basidiomycètes* charnus ; M. MAIRE, l'ayant extrait, a obtenu les mêmes réactions que moi. Des recherches ultérieures dans ces domaines fourniraient certainement des résultats intéressants. Je n'y insiste pas à présent, comme elles ne sont pas en rapport avec le sujet qui nous préoccupe.

La question nous intéresse d'autant moins qu'on ne peut considérer la formation des périthèces comme étant liée directement à l'alcalisation et à l'apparition du pigment rouge.

Les facteurs qui déterminent leur production sont, selon toute évidence, très complexes. L'occasion de revenir sur ce point se présentera d'ailleurs dans un chapitre ultérieur. J'insiste, pour le moment, sur la question de l'influence de la nature chimique du milieu sur le développement des périthèces.

L'action morphogénique des matières azotées autres que l'asparagine et le KNO^3 est restreinte. Elles favorisent unilatéralement la production du mycélium aérien.

Ainsi, en présence de peptone, le mycélium est exubérant et la gélose prend généralement une teinte jaune-ocre (fig. 7) (1) ; en combinant la peptone avec la xylose, on observe une teinte rouge brunâtre (fig. 8) (2) plus foncée qu'en présence de lévulose + peptone.

Sur sels d'ammonium, la gélose reste incolore, lorsqu'on choisit un tartrate ou un phosphate, combiné à la glucose à 0,1 p. 100. Même résultat avec urée, où prédomine le mycélium cotonneux blanc. En présence de sulfate d'ammonium

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

(2) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100.

(fig. 9) (1) ou d'une dose plus élevée de phosphate (2 p. 100), le milieu prend une teinte jaunâtre.

J'ai constaté, finalement, que ni la surnitratation (4 p. 100) ni la surphosphatation ne favorisent la production des périthèces.

En ce qui concerne ensuite les milieux à décoctions, j'ai obtenu des périthèces exclusivement sur agar de malt glucosé. On ne peut attribuer ce résultat à la présence de maltose qui, en milieux synthétiques, est un mauvais stimulant de périthèces.

Une dernière série de cultures a été faite avec des farines gélosées à 2 ou 0,2 p. 100 (orge, riz, avoine, maïs). La gélose prend une teinte jaune ; une seule fois, en présence de riz à 0,2 p. 100, j'ai vu apparaître une plage rouge, localisée dans la partie inférieure du tube (fig. 9). Au contraire, sur gélose, renfermant 2 p. 100 de riz, cette coloration apparut dans la partie supérieure (fig. 10). Mon espoir d'y voir surgir des périthèces m'a trahi.

L'observation que je viens de relater montre que, si la production des périthèces est liée à la présence d'un pigment rouge, au contraire l'apparition du pigment rouge n'est pas toujours accompagnée de la formation de périthèces. Ceci revient à dire que le développement de ces organes dépend d'une foule de conditions qu'il est difficile de préciser.

Intervient, d'une part, l'âge des cultures ; la forme ascosporée apparaît toujours avec un certain retard, au plus tôt après trois semaines.

D'autre part, j'ai pu constater que le séjour trop prolongé du Champignon en milieu artificiel entrave finalement sa faculté de fructifier ; après une période de plus de cinq ans, mes cultures ont montré des symptômes typiques de dégénérescence. Le mycélium aérien prédominait partout, et les réactions du Champignon perdaient de leur précision.

Parmi les autres facteurs favorisant le développement des périthèces, je signale l'aération. Lorsque celle-ci est

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 1 p. 100.

bonne, comme en boîtes de Petri, les périthèces sont plus nombreux.

Pour ce qui est de la structure des périthèces, formés en culture, elle ne se distingue en rien de celle qu'on connaît au Champignon dans son milieu naturel. J'ai eu l'occasion, cette année-ci, de comparer les uns aux autres. Par suite des conditions météorologiques favorables au développement de l'*Hypomyces rosellus* en Algérie, le parasite a paru au mois d'avril sur les carpophores du *Polyporus rubriporus* sous forme d'un mycélium cotonneux; ensuite, il a donné de nombreux périthèces.

La ressemblance entre ces périthèces et ceux cultivés sur gélose est complète, lorsqu'ils se sont développés en présence d'asparagine; au contraire, en présence de KNO_3 , leur développement reste souvent incomplet, et ils prennent l'aspect de sclérotés stériles.

37. — *Hypomyces aurantius* (Fr.) Tul.

Au *Hypomyces rosellus* se rattache de près, par ses réactions culturales, *Hypomyces aurantius*, parasite des *Polyporées* et *Théléphorées*. M. VINCENS, qui a étudié récemment de développement des conidies et des périthèces, n'a pas réussi à obtenir, dans ses cultures, la forme ascosporee, étouffée, selon lui, par l'abondance des chlamydospores.

Pourtant, quelques années auparavant, M. MAIRE les avait observés dans ses cultures sur carottes. D'après cet auteur, il se produit, après deux ou trois semaines, des macroconidies et ensuite, sur les parties les plus élevées, des périthèces, entourés d'un strome orangé et de chlamydospores, disposées en files.

Depuis sa première trouvaille, M. MAIRE n'avait plus revu ce Champignon. Or, à la fin d'octobre 1926, nous en avons découvert des colonies abondantes dans un ravin humide de la forêt de *Baïnem* (Alger) sur *Polyporus pergamenus*, dont il détruisait les carpophores. Leurs parties périphériques étaient couvertes d'un mycélium blanc floconneux, entremêlé de touffes de conidiophores. Plus à l'intérieur, ce mycélium

prenait une teinte jaune ; dans les parties anciennes surgissaient des corpuscules d'un rouge orangé, qui étaient les périthèces.

Des visites réitérées à la station de l'*Hypomyces aurantius* m'ont montré que les périthèses disparaissent complètement, dès le mois de décembre ; le Champignon passe l'hiver sous forme de conidiophores ; ceux-ci se maintiennent jusqu'au printemps à la face inférieure des carpophores recroquevillés du *Polypore*.

Pour ce qui concerne les cultures du parasite, je n'ai pas éprouvé les difficultés signalées par VINCENS. Les conidies ensemencées sur agar de malt donnent un mycélium aérien, cotonneux et blanc. Sa croissance est si abondante qu'il remplit de bonne heure tout le tube de culture ; puis apparaissent des conidiophores pareils à ceux qu'on trouve dans la nature ; ils sont confinés exclusivement aux endroits minces de la gélose, donc dans la partie supérieure des tubes.

L'emploi des milieux synthétiques m'a révélé les faits suivants : l'aspect des colonies est bien plus uniforme que chez *Hypomyces rosellus* ; pourtant les différentes cultures se distinguent les unes des autres par leurs nuances ; celle-ci est d'un orangé plus foncé en présence d'azote organique qu'avec azote minéral. Le sulfate d'ammonium est particulièrement défavorable à la production du pigment orangé ; celui-ci disparaît entièrement, lorsqu'on combine ce sel à une dose sous-optimale (0,1 p. 100) de glucose.

La production des périthèces, observée sur plusieurs géloses chez *Hypomyces rosellus*, est bien moins fréquente chez *Hypomyces aurantius* ; elle s'est réalisée sur un seul milieu. Celui-ci, et voici un fait particulièrement intéressant, renfermait de l'asparagine à 0,1 p. 100 et de la glucose à 1 p. 100, donc l'aliment de choix pour les périthèces d'*Hypomyces rosellus*.

Autre analogie : l'apparition des périthèces est liée à un virage du pigment ; ces organes tranchent nettement, chez l'espèce considérée, par leur couleur rouge orangé, sur le fond jaune du milieu ; finalement la production de la forme parfaite est tardive chez l'une et chez l'autre espèce.

A côté de ces ressemblances, j'ai noté les caractères distinctifs suivants : chez *Hypomyces rosellus*, les périthèces sont localisés dans la partie basale du tube de culture ; chez *Hypomyces aurantius*, au contraire, ils occupent la région supérieure du tube, en dessous de la région des conidiophores. Ces derniers prennent peu à peu le dessus et finissent par couvrir entièrement les périthèces.

Les cultures sur asparagine sont demeurées les seules qui m'aient donné des périthèces. Aucune variation, ni de la matière azotée, ni de la matière organique et des substances minérales, n'a pu stimuler leur production.

Pour ce qui est enfin des milieux à décoctions, ils sont nettement inférieurs, comme qualité, aux milieux synthétiques.

La structure des périthèces en culture ne se distingue pas de celle qu'ils présentent dans la nature ; il en est de même pour les conidiophores, dont j'ai pu observer les principales phases en culture sur lames. Je n'insiste pas sur ces faits, étudiés avec précision par VINCENS.

38. — *Hypomyces chrysospermus*.

(Fig. XXXVIII.)

Avec les deux espèces étudiées ci-dessus contraste l'*Hypomyces chrysospermus*, bien connu par les recherches de TULASNE, CORNU, BREFELD ; j'ai trouvé ce parasite sur *Boletus subtomentosus*. Pour en obtenir les périthèces, j'ai fait pourrir les carpophores envahis sous une couche de feuilles mortes ; j'espérais ainsi réaliser les conditions dans lesquelles TULASNE les avait observés dans la nature. Mon insuccès est venu s'ajouter à celui de mes prédécesseurs.

D'après les observations de BREFELD, qui a cultivé le parasite sur pain, il constitue d'abord un mycélium blanc et ensuite des conidies qui apparaissent sur le bord de ce mycélium. Ces conidies sont supprimées par la production exubérante des chlamydospores, qui couvrent d'une poudre jaune les endroits occupés primitivement par le mycélium, tout comme dans la nature.

L'obtention des cultures à partir de ces chlamydospores était difficile, vu que la plupart des chlamydospores ne germaient pas. Même lorsqu'elles produisaient un tube germinatif, celui-ci fut rapidement couvert par les Bactéries. Pour éliminer ces dernières, je me suis servi, comme milieu de départ, de Carottes plongées dans du jus acide d'Oranges. Les colonies pures ainsi obtenues ont été repiquées sur la série des milieux synthétiques.

L'aspect des cultures est très variable. Tantôt ce sont les chlamydospores (fig. XXXVIII, *a*), tantôt c'est le mycélium (*b*)

qui prédomine (1). Les colonies prennent une coloration jaune-soufre, orangée, ou même rouge-brique dans le premier cas, blanche dans le second.

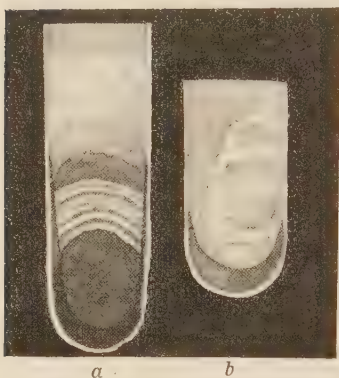


Fig. XXXVIII. — Cultures d'*Hypomyces chrysospermus*.

Comme beaucoup d'autres espèces, étudiées dans ce mémoire, l'*Hypomyces chrysospermus* a une préférence très prononcée pour l'azote organique. Son développement est faible sur KNO_3 ; l'action nocive de cette substance se manifeste même lorsqu'on augmente le pourcentage de la glucose

jusqu'à 5 p. 100; NH_4NO_3 ou le citrate d'ammonium lui semblent moins nuisibles que le KNO_3 ; mais la culture prend un aspect très différent lorsqu'on choisit comme source d'azote l'asparagine ou la peptone; la teinte des colonies, due à l'abondance des chlamydospores, est jaune foncé sur gélose renfermant de la glucose à 1 p. 100 et de la peptone à 0,1 p. 100; elle devient jaune-ocre en présence de glucose à 1 p. 100 et de peptone à 1 p. 100 et vire au rouge-brique avec de la glucose à 5 p. 100 et de la peptone à 1 p. 100. Dans tous ces milieux, les chlamydospores sont fréquemment disposées en zones concentriques.

M'inspirant de la théorie de VINCENS, suivant laquelle

(1) Culture sur milieu synthétique renfermant : *a*, de la lévulose à 0,1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100; *b*, de la lévulose à 1 p. 100 et de l'asparagine à 1 p. 100.

l'abondance des chlamydospores étouffe la production des périthèces, j'ai essayé de favoriser cette dernière en diminuant le nombre des chlamydospores. Pour atteindre ce résultat, je me suis servi d'une part de milieux solides, synthétiques, additionnés de certains stimulants (ZnSO_4 à 0,1 p. 100 et du Na_2SiO_3 à 0,005 p. 100), ou bien de plusieurs milieux, de concentration différente, à la fois. Or, dans toutes ces cultures, le mycélium a pris le dessus; nulle part il n'y a eu la moindre trace de périthèces.

DIPLOCLADIUM

37. — *Dipocladium minus* Bonord.

(Fig. XXXIX et XLI.)

Au genre *Hypomyces* se rattache de près le genre *Dipocladium*. Leur parenté ressort principalement de leur forme conidienne, qui est un *Verticillium*; ils se distinguent par la présence de conidies bicellulaires et de chlamydospores, d'aspect variable. Ces différences paraissent trop insignifiantes à certains auteurs pour séparer les deux genres.

Mes essais ont porté sur *Dipocladium minus*, espèce saprophytique trouvée sur une souche pourrie dans la forêt de Bellême (Basse-Normandie). Les cultures de ce Champignon m'ont frappé, dès le début, par leurs réactions tout à fait comparables à celles signalées pour l'*Hypomyces rosellus*. C'est ce qui m'a décidé à joindre à l'étude des parasites celle d'un saprophyte.

Sur lames, le Champignon donne un mycélium, typique par la disposition verticillée, parfois alternante, de ses branches. Leurs extrémités donnent, par bourgeonnement, des conidies hyalines, plus ou moins cylindriques, bicellulaires à l'état adulte, mesurant 12-15, 7-8 μ (fig. 1, Fig. XXXIX). Elles sont réunies par tous les termes de transition aux chlamydospores, également bicellulaires, mais de plus grande taille et munies d'une membrane épaisse (fig. 2). Ces chlamydospores sont isolées ou massées en glomérules à la surface de la gélose. Lorsqu'elles se trouvent à l'intérieur du milieu,

elles sont disposées en chapelets résultant de l'épaississement local de filaments mycéliens (fig. 3).

En tubes, le *Dipocladium* se distingue des *Hypomyces* par l'abondance des conidiophores blancs dont le moutonnement couvre entièrement la surface du milieu. La production des

conidiophores n'est donc pas liée à une certaine dessiccation du substratum, comme chez *Hypomyces aurantius*.

L'intérêt principal de ces cultures réside dans leurs réactions colorantes.

En présence de peptone, les colonies prennent une teinte rouge-carmin (par exemple, avec peptone à 1 p. 100 et avec glucose à 1 p. 100) (fig. 7, Fig. XLI). Celle-ci se maintient lorsqu'on augmente à 5 p. 100 la glucose et à 2 p. 100 la peptone (fig. 8). Elle fait place à une colo-

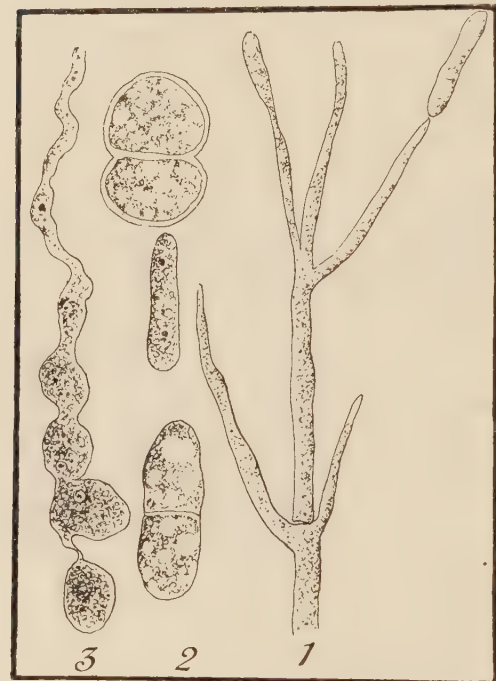


Fig. XXXIX. — *Dipocladium minus*. — 1, Conidiophore; 2, Conidies et chlamydospores; 3, Chlamydospores intramatrix (cultivées). (Gross. : 1300, 1300, 600.)

ration jaune lorsqu'on diminue à 0,01 p. 100 la concentration de la peptone (fig. 9).

Si les teintes du *Dipocladium* correspondent aux mêmes réactions chimiques du milieu que celles de l'*Hypomyces rosellus*, on pourrait formuler les conclusions suivantes : en présence d'une dose moyenne (1-2 p. 100), la peptone confère au milieu une réaction alcaline. Avec 0,01 p. 100 de peptone, l'acidification par la glucose prend le dessus.

Des faits analogues ont été constatés en présence de KNO_3 ; ainsi, la teinte des colonies est d'un rouge pourpre très frap-

pant en présence de glucose à 1 p. 100 et de KNO_3 à 0,1 p. 100 (fig. 10) ; mais elle vire au jaune par l'augmentation à 5 p. 100 de la glucose et par la diminution à 0,05 p. 100 du KNO_3 (fig. 11).

Comme contre-preuve de mon hypothèse, je signale le fait que les cultures en milieu renfermant du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ont toujours une teinte jaune. Suivant la teneur en $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, leur nuance varie du jaune d'or [en présence de glucose à 5 p. 100 additionné de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ à 0,005 p. 100] (fig. 12)] au jaune rosé, sur gélose renferment 2 p. 100 de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (fig. 13). Dans ces conditions, la surface des colonies est glabre et luisante, et les conidiophores manquent complètement. Au contraire, en présence d'une dose réduite de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, les colonies sont cotonneuses, par suite de la prédominance du mycélium aérien ; les conidiophores se forment tardivement et en grand nombre.

En présence d'asparagine, finalement prédomine la pigmentation rouge ; mais, lorsqu'on augmente à 5 p. 100 la teneur du milieu en glucose, en déprimant à 0,005 p. 100 celle de l'asparagine, les cultures deviennent jaunes.

J'ai répété ces essais, avec le même succès, à deux reprises ; les réactions sont d'ailleurs identiques, qu'on prenne comme matériel d'ensemencement des colonies rouges ou des colonies jaunes.

Pour terminer, je signalerai l'observation suivante : sur certains milieux, on trouve entre la gélose et le verre de nombreux petits points rouge foncé ; comme il s'agissait précisément des milieux qui m'avaient donné des périthèces dans le cas de l'*Hypomyces rosellus* (par exemple, les géloses à glucose à 0,1 p. 100 et KNO_3 à 1 p. 100), je m'attendais au même résultat pour le *Diplocadium minus*. L'observation au microscope m'a démontré qu'il s'agissait, en réalité, de chlamydospores, massées en glomérules.

On serait tenté d'en conclure que la production des chlamydospores et celle des périthèces dépend de conditions analogues.

Les renseignements que j'ai pu obtenir sur ce point dans la littérature ne sont pas nombreux.

Chez les *Fusarium*, les chlamydospores apparaissent lorsque le développement végétatif est sur son déclin (APPEL et WOLLENWEBER), pareillement aux périthèces.

LASNIER trouve que la production de chlamydospores chez le *Glœosporium Cattlejæ* ne dépend pas directement de la pauvreté du milieu; mais elles apparaissent d'autant plus vite que le milieu est plus pauvre. Chez *Glomerella rufomaculans*, au contraire, les chlamydospores résultent de l'épuisement du milieu ou du contact du mycélium avec les parois du tube.

Je n'insiste pas davantage sur la question des chlamydospores, d'autant plus qu'il s'agit d'organes mal définis. Avec KLEBAHN (*Haupt und Nebenfruchtformen*, p. 36), je les rapprocherais de préférence des conidies.

III. — LITTÉRATURE GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Voilà de quelle façon réagissent à l'influence du milieu de culture les Champignons étudiés dans ce mémoire. Pour tirer de ces observations toutes les conclusions qu'elles comportent, il est indispensable de jeter un coup d'œil sur les résultats des auteurs qui se sont occupés de questions analogues.

C'est le mérite, en premier lieu, de KLEBS et de KAUFFMANN d'avoir attiré l'attention des mycologues sur le problème de l'influence morphogénique du milieu. Comme matériel, ils ont choisi des espèces aquatiques et surtout des *Saprolegnia*, particulièrement favorables à leurs études. Ces Champignons, on le sait, réagissent avec force et spontanéité à l'action des conditions extérieures. Ils donnent à volonté soit des organes végétatifs, soit des organes de multiplication, soit des organes de reproduction. Ce serait répéter des choses trop connues que d'insister sur les détails.

Sous l'emprise des théories si séduisantes de KLEBS, de nombreux chercheurs ont fait de nouvelles études physiologiques sur les *Saprolégniées* et sur d'autres Champignons aquatiques et aériens. Ils ont pu confirmer, dans beaucoup de cas, l'idée fondamentale du maître, suivant laquelle l'arrêt brusque de la croissance, résultant de l'inanition, déclenche la production des organes de multiplication et de reproduction. Je cite dans cet ordre d'idées les observations de RACIBORSKY sur *Basidiobolus*, puis celles de BREFELD sur

Ascoidea rubescens. Cette espèce, qui fructifie en milieu liquide et en milieu solide, fournit une transition entre les espèces aquatiques et les espèces aériennes.

Quant aux espèces aériennes, dont les réactions appuient la thèse de KLEBS, je cite *Pestalozzia palmarum* (LEININGER), *Ascophanus carneus* (TERNETZ), *Nectria cinnabarina* (WERNER), *Fusarium* sp. (APPEL et WOLLENWEBER), *Coprinus*, *Sporodinia*, *Didymium effusum*.

D'après ces données, il est possible d'orienter à volonté le développement de Champignons appartenant aux groupes les plus divers. Leur mode de reproduction dépend principalement des changements quantitatifs et qualitatifs de la nutrition, mais aussi de l'influence de certains facteurs physiques, tels que l'air, la lumière et la température.

En présence de ces succès éblouissants, on ne s'étonnera pas qu'on ait songé à généraliser les résultats.

Cependant, la reprise expérimentale du problème n'a pas manqué, dans la suite, de causer une certaine déception. Les recherches faites sur les Champignons aériens, mais aussi sur les *Saprolégniées* (par exemple de PIETERS), ont montré que les choses sont plus compliquées qu'on ne l'avait admis jusqu'à ce moment. L'influence du milieu peut agir d'une façon très différente, même souvent opposée, sur des espèces voisines.

D'autre part, on a trouvé que la production des divers carpophores d'un même Champignon ne dépend pas du même facteur, d'intensité variable, comme l'avait admis KLEBS ; et plus encore : souvent les conditions extérieures n'agissent pas d'une façon identique sur tous les individus d'une même espèce.

Bref, il apparut de plus en plus que KLEBS avait méconnu le fait que tout organisme possède des qualités inhérentes, grâce auxquelles il présente des *variations, indépendantes de l'influence du milieu*.

Il ressort de nombreuses indications dans la littérature que ces variations se manifestent par les réactions du Champignon, soit en milieu naturel, soit en milieu artificiel.

Une mise au point que je viens de publier sur ce sujet me dispense d'y insister.

Ceci posé, il me semble inadmissible de traiter d'une manière générale de l'influence du milieu sur la formation des organes de multiplication et de reproduction chez les Champignons. Je préfère discuter la physiologie de ces organes, les uns après les autres, en me limitant aux groupes des *Ascomycètes* et des *Deutéromycètes*, sur lesquels ont porté mes recherches.

1. — Le déterminisme des différents organes.

a. — CONIDIES.

Étudions de près la littérature relative à l'action des conditions externes sur la production des conidies. La thèse suivant laquelle la formation des conidies peut résulter d'une *modification quantitative* de la nourriture a pu être confirmée tout récemment dans mon travail sur le *Vermicularia Eryngii* (1926).

L'abondance soit du mycélium, soit des conidiophores, dépend de la quantité de la source azotée, lorsque celle-ci est organique. Ainsi, en présence de peptone ou d'asparagine, en dose sous-optimale (0,1 p. 100), la croissance végétative prédomine ; avec 1 p. 100 de ces mêmes substances, au contraire, les carpophores abondent ; la concentration de la glucose (à 0,1 ou 1 p. 100) ne modifie pas sensiblement ce résultat.

Par contre, en présence de KNO_3 , c'est le pourcentage de la glucose qui est décisif ; en présence de glucose à 0,1 p. 100, le mycélium fait entièrement défaut, mais les carpophores sont nombreux ; il prime, au contraire, lorsqu'on décuple la quantité de glucose.

A côté de la quantité, la *qualité* de la nourriture joue un rôle fondamental dans la production des conidies. L'une est tout aussi importante que l'autre dans la sporogénèse de l'*Helminthosporium sativum* (selon STEVENS).

La formation de conidies a été constatée sur les milieux les plus divers ; cependant la présence de matières organiques leur est indispensable, selon l'avis unanime des mycologues ;

lorsqu'on incorpore au milieu de culture une substance organique de qualité moyenne, la croissance végétative est ralentie, et les conidies prennent le dessus. Ce fait ressort nettement des observations suivantes : l'amidon, qui constitue un aliment de valeur moyenne pour les *Fusarium*, stimule (selon BROWN) la sporulation ; au contraire, la glucose favorise, unilatéralement, le développement mycélien.

Cette prédominance du mycélium aux dépens des conidies, en présence de glucose, a été constatée également dans les cas de l'*Alternaria* (BOLLE), *Fusarium acuminatum* (BROWN), *Pestalozzia Palmarum* (LEININGER).

Pour le *Colletotrichum Lindemuthianum*, SCHAFFNIT et BÖNING ont fait les observations suivantes : une concentration de 10 à 20 p. 100 de sucre est optimale pour la production du mycélium, qui atteint son minimum à 0,5 p. 100. La légumine, au contraire, favorise unilatéralement le développement des conidies, par contraste à la peptone, qui retarde la sporogénèse. D'ailleurs, cette observation s'applique uniquement au mycélium, soit jeune, soit vieux.

Chez les *Fumaginées* (SCHOSTAKOWITSCH), la formation des conidies est également empêchée par la présence de peptone.

L'asparagine, qui est un aliment de valeur moyenne, entrave moins la sporulation que la peptone.

Pour ce qui est de l'action des matières minérales sur le développement des conidies, j'insisterai principalement sur les sels azotés. On a observé fréquemment que les conidies sont supprimées en présence de sels d'ammonium, et on a attribué l'action stérilisante de ces sels à la formation d'acides, dégagés par l'utilisation de l'ammonium. Cette interprétation est prouvée par le fait que l'addition d'acides minéraux est équivalente à l'emploi de sels d'ammonium, et que, d'autre part, la neutralisation des acides stimule la sporogénèse. Au contraire, en présence de sels d'ammonium organiques, les conidies abondent, les acides dégagés ne leur étant pas nuisibles. D'ailleurs, l'apparition de conidies en milieu tourne-solé, renfermant des sels d'ammonium, coïncide toujours avec la neutralisation du milieu (*Hypocrea rufa*, selon MEDISCH).

Cette interprétation s'applique aussi au cas du *Vermicularia Eryngii*. J'ai constaté que mes cultures étaient stériles en présence de $(\text{NH}_4)\text{S}^2\text{O}^4$, mais qu'elles fructifiaient avec du citrate d'ammonium.

L'influence des acides libres ressort, d'autre part, des résultats de BROWN sur le *Fusarium acuminatum*. Dans cette espèce, la présence de phosphates acides augmente la croissance végétative, tout en réduisant la sporulation ; au contraire, les phosphates neutres stimulent la sporulation tout en déprimant le développement du mycélium.

Rien ne serait cependant plus faux que de vouloir tirer de ces observations des conclusions générales. En ce qui concerne leur sensibilité à l'action des acides, les différents Champignons présentent des caractères diamétralement opposés. Ainsi, chez le *Sclerotinia fructigena*, l'emploi de 7,5 p. 100 d'acide malique est, selon WILTSHIRE, le meilleur moyen pour obtenir la production de conidies. De même, en présence de sels d'ammonium, la sporulation prime la croissance végétative chez le *Sterigmatocystis nigra* (TERROINE) (1).

L'action favorable des combinaisons ammoniacales sur la sporulation du *Sterigmatocystis nigra* ressort également des observations de MOLLIARD. Cet auteur a trouvé que leur présence peut contre-balancer l'effet nuisible d'une surnitratation. Seul le phosphate acide d'ammonium est franchement défavorable au développement des conidies.

Il résulte de ce qui précède que les sels d'ammonium retardent souvent la formation de conidies par le dégagement d'acides, mais que ces acides ne sont pas toujours nuisibles à la sporogénèse.

En ce qui concerne les *substances minérales autres qu'azotées*, leur action est plus importante qu'on ne l'avait supposé autrefois ; même les quantités minimales des sels solubles contenues dans les verres de culture ont une influence très prononcée sur la sporulation d'*Aspergillus niger*, selon LAPPALAINEN.

C'est surtout le mérite de MOLLIARD d'avoir fourni des renseignements précis sur le rôle desdites substances.

(1) Communication orale.

Il trouve que la diminution quantitative, — en particulier des phosphates, — favorise la sporulation du *Sterigmatocystis nigra*. Seul, le K fait exception à cette règle, sa diminution n'ayant aucun effet sur la sporulation. Pour stimuler la production des conidies, il faut diminuer simultanément la concentration du K et celle du P. Des conidies apparaissent aussi, lorsque le K, tout en étant dilué, est en excès vis-à-vis du P.

Des matières minérales *nutritives*, il n'y a qu'un pas aux matières minérales *stimulantes*. Celles-ci présentent la particularité de favoriser le développement des colonies et surtout du mycélium, sans entrer obligatoirement dans la composition des milieux nutritifs. Or, l'action stimulante de ces sels sur la sporulation est loin de se manifester partout. Dans beaucoup de cas, les conidies sont tout aussi abondantes en présence qu'en l'absence de stimulants.

D'après ce qui précède, la sporulation est souvent en rapport direct avec la composition quantitative et qualitative du milieu. Mais l'action de la nutrition peut aussi être indirecte ; on sait, en effet, que la qualité du milieu peut changer fondamentalement par l'accumulation des *produits du métabolisme* résultant de l'activité du Champignon.

Ces faits ont été révélés par les intéressantes recherches de BROWN sur *Fusarium acuminatum*, dont voici les points essentiels : d'après cet auteur, il se produit, à un moment donné, un épuisement de la nourriture qui amène une autolyse du mycélium, avec accumulation des produits du métabolisme. A condition de ne pas être trop intense, cette accumulation entraîne automatiquement la production des conidies. Comme, d'autre part, la sensibilité des différentes espèces et races envers ces déchets est inégale, il en résulte que le point critique pour la sporulation varie, suivant les espèces et les races considérées.

Voilà comment se manifestent l'action directe et l'action indirecte de la nutrition sur la sporulation. Or, dans la plupart des cas, la composition chimique du milieu n'est pas seule à influencer sur le développement des conidies. Intervient aussi toute la série des conditions *physiques*.

Prenons la *température*. Chez *Eurotium repens*, selon KLEBS, une température de 15 p. 100 favorise unilatéralement la production des conidies. Cet optimum n'est pas absolu, mais il dépend essentiellement de la nutrition. De toute façon, les limites thermales sont plus étroites pour la production des organes de multiplication que pour la croissance végétative.

KLEBS attribue ensuite une importance fondamentale, pour la conidigenèse, à l'*aération* du milieu. Les différences très prononcées entre les cultures en milieu liquide, où prédomine la croissance végétative, et les cultures sur milieu solide, où il peut y avoir sporulation, seraient en grande partie imputables aux différences d'aération.

Celle-ci, d'autre part, est intimement liée à l'*humidité atmosphérique*. Son action se manifeste, chez *Eurotium repens*, par exemple, en ce sens, qu'elle entrave la sporulation quand elle est excessive; au contraire, lorsqu'elle est faible, elle stimule la production des conidies. *Botrytis cinerea* (KISSLING) donne des conidies dans des conditions hygrométriques telles qu'elles sont réalisées en flacons Erlenmeyer, moins en boîtes de Petri. Il en est de même pour les *Helminthosporium*, qui sporulent (selon RAVN) lorsque l'air n'est pas saturé d'humidité.

L'action de l'aération est considérée par KLEBS, comme indirecte, mais elle influe directement sur la fonction *transpiratoire*.

Il faut tenir compte, dans ce même ordre d'idées, de l'*humidité du milieu de culture*. Chez *Eurotium repens*, la sporulation est à son optimum lorsque le milieu n'est pas trop humide. Elle fait défaut sur milieu riche en eau, équivalant à un liquide.

La sporulation dépend d'ailleurs moins de sa teneur absolue en eau que de sa quantité relative (KLEBS). On sait, d'autre part, que la concentration aqueuse détermine la pression osmotique et que celle-ci exerce une action régulatrice sur l'absorption d'eau. Or, les conidiophores se constituent uniquement quand cette absorption est limitée.

Après avoir considéré le rôle de l'eau dans la sporulation,

je passe à l'action de la *lumière*. Celle-ci serait également indirecte et influencerait, selon KLEBS, en première ligne, sur la transpiration.

D'une manière générale, la lumière diminue la sporulation (comme l'ont signalé APPEL et WOLLENWEBER pour les *Fusarium*). Ou bien elle l'entrave complètement ; ce fait a été constaté chez le *Botrytis cinerea*, qui sporule exclusivement pendant la nuit. Ici, l'action combinée de l'éclairage du jour et de l'obscurité de la nuit se manifeste par la production d'anneaux concentriques qui correspondent au développement nocturne des conidies.

Il serait absolument faux de vouloir généraliser les résultats obtenus sur le *Botrytis cinerea*. Ailleurs, comme par exemple chez le *Monilia fructigena*, la lumière stimule la sporulation (MOLZ). Dans d'autres cas, la production d'anneaux est indépendante de l'éclairage et est en rapport avec la nutrition.

Finalement, dans une certaine catégorie de Champignons, la sporulation s'effectue ainsi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Ceci est réalisé, par exemple chez *Eurotium repens* et chez *Colletotrichum Lindemuthianum*.

Somme toute, l'influence de la lumière sur la formation des spores peut être fondamentalement différente, suivant les espèces considérées.

Cette même observation s'applique aussi aux diverses radiations lumineuses ; pour cette raison, je n'y insiste pas.

Parmi les facteurs autres que physiques, en rapport avec la sporulation, je mentionnerai ensuite l'*origine des cultures*. APPEL et WOLLENWEBER ont trouvé que les conidies des *Fusarium* se produisent de préférence dans des cultures conidigènes ; ils attribuent à ce facteur un rôle plus important qu'à la nutrition. KLEBAHN trouve d'autres différences (relatives à la production des chlamydospores) entre ses cultures conidigènes et ses cultures ascogènes.

D'autres chercheurs ayant étudié à cet égard des espèces différentes n'arrivent pas à ces conclusions.

De même, mes observations sur les cultures ascogènes et les cultures conidigènes du *Ramularia variabilis* ne plaident pas en faveur des théories d'APPEL et de WOLLENWEBER.

Intervient finalement l'âge des cultures ; des colonies jeunes de *Sclerotinia Libertiana* ne donnent pas de conidies, selon PELTIER.

Après avoir résumé la littérature relative à l'action du milieu sur la production des conidies, je passe à mes propres résultats.

J'ai trouvé, tout d'abord, que la méthode des cultures en tubes, à laquelle je me suis principalement attaché, est peu favorable au développement des conidies, en particulier pour les espèces considérées. L'humidité atmosphérique, excessive à l'intérieur des tubes, fait prédominer la croissance du mycélium, dont l'abondance étouffe les organes de multiplication.

Au contraire, la dessiccation exerce une action stimulante sur la production des conidies ; ce fait est réalisé dans le cas de l'*Hypomyces aurantius*, qui sporule exclusivement aux endroits les plus secs des tubes. Toutefois, il est impossible d'appliquer cette observation à toutes les autres espèces. Ainsi, le *Diplocladium minus*, qui a des conidiophores très semblables à ceux de l'*Hypomyces*, les forme indistinctement sur toute la surface de la gélose.

D'autre part, le fait que les cultures sur lames se prêtent bien mieux au développement des conidies peut être considéré comme résultant de leur dessiccation plus rapide. Effectivement, la plupart des espèces à fructification externe, même certains *Septoria* et le *Phleospora* à fructification interne, y donnent régulièrement des conidies. D'autres, au contraire, ne sporulent jamais en culture sur lames. Ce fait démontre nettement que l'influence du milieu est toujours subordonnée à celle des facteurs inhérents.

Sans prétendre avoir réalisé toutes les variations possibles des milieux de culture, j'arrive aux conclusions suivantes : les conditions favorables à la sporulation diffèrent d'une espèce à l'autre, et il est, par conséquent, difficile d'établir, à leur sujet, une loi générale. Mes résultats corroborent donc entièrement les conclusions de BROWN.

J'ai pu faire, dans la nature, quelques observations supplémentaires relatives à l'influence du milieu sur l'appareil conidifère. J'ai constaté que les filaments conidifères du *Ramularia Uredinis* ne sont jamais associés en véritables conidiophores.

J'attribue cette réduction à l'action modifiante du milieu naturel, constitué par les sores du *Melampsora Hypericorum* ; de consistance homogène, elles n'offrent pas plus de résistance à la pénétration que la gélose, d'où la ressemblance des conidiophores sur les deux milieux.

Cette interprétation est appuyée par d'autres faits. J'ai observé que certains *Ramularia* (*Cicutæ*, *Prenanthis*), parasites de feuilles tendres, simplifient également leur appareil conidifère : celui-ci est réduit à des filaments, rangés parallèlement, dépourvus de plectenchyme basal.

Une seconde preuve, en faveur de cette hypothèse, est présentée par le cas du *Ramularia Geranii pyrenaici*,¹ où l'on peut trouver en même temps des conidiophores simples et des conidiophores complexes. Les premiers se forment exclusivement sur des feuilles jeunes et minces, les autres sur les feuilles adultes.

D'autre part, la structure des conidiophores dépend essentiellement de leur mode de développement. Ils peuvent se constituer de deux façons différentes : ou bien ils s'ébauchent dans la cavité sous-stomatique ; dans ce cas, l'épiderme reste intact (*Ramularia Lampsanæ*, *variabilis*, *Leonuri*) ; et l'appareil fructifère est formé d'un faisceau de *filaments parallèles* ; ou bien les conidiophores se développent dans l'épiderme, ou dans les tissus sous-jacents, en *pelotons mycéliens* ; le Champignon rompt alors directement l'épiderme foliaire et en amène la nécrose. Les deux modes de sporulation sont adoptés successivement chez le *Ramularia variabilis*.

Ces faits démontrent qu'il ne faut pas attribuer de valeur taxonomique à la structure des conidiophores, contrairement à ce que prétend V. HÖHNEL.

b. — SCLÉROTES.

D'après ce qui précède, il existe un certain antagonisme entre les conditions stimulant la production des conidies et celles qui déterminent la croissance du mycélium. Les influences favorables au développement des conidies dépriment, d'autre part, la formation des sclérotés. Ce fait est prouvé par les essais de Reidemeister sur *Botrytis cinerea* qui

donne à la lumière plutôt des conidies, à l'obscurité plutôt des sclérotés ; il ressort aussi des observations de BEAUVÉRIE sur *Aspergillus variabilis*. Ici, les sclérotés apparaissent en automne après l'épuisement de la fructification conidienne.

Il en est de même pour le *Fusarium acuminatum*, où les deux catégories de carpophores, sclérotés et conidies, ne coexistent jamais, selon BROWN.

D'autre part, les observations de cet auteur en milieux synthétiques ont prouvé qu'il y a formation de sclérotés, lorsque le milieu est riche en hydrates de carbone et lorsqu'il n'est pas chargé de produits du métabolisme. Chez le *Botrytis*, de même, le mycélium donne des sclérotés, lorsqu'il a poussé, pendant un certain temps, sur un substratum riche ; quand, au contraire, il a dû végéter dans des conditions précaires, on voit prédominer les conidies (KISSLING).

Des observations analogues ont été faites par MOLZ pour les sclérotés du *Sclerotinia fructigena*, par moi-même pour le *Sclerotinia cinerea*.

Parmi les divers facteurs qui exercent une action stimulante sur le développement des sclérotés, je cite l'acidité du milieu et la présence de phosphates. Ces faits ont été constatés sur le *Botrytis* par PELTIER et par REIDEMEISTER.

Quant aux autres conditions favorables à la production des sclérotés, ont été indiquées : la dessiccation du milieu (STEVENS, *Helminthosporium sativum*) et l'obscurité (MOLZ) (*Sclerotinia fructigena*). Finalement, chez les *Sclerotinia*, l'abondance des sclérotés est en rapport avec le degré du parasitisme : plus une espèce est parasitaire, plus elle a la tendance d'en produire (PELTIER). J'ai confirmé cette interprétation par mes propres recherches sur le *Sclerotinia cinerea*.

Des sclérotés il n'y a qu'un pas aux carpophores fertiles, à fructification soit endosporée, soit exosporée. Chez le *Botrytis*, parasite des vignes, les sclérotés peuvent donner, selon ISTVANFFI, tantôt des conidies, tantôt des apothécies, tantôt les uns et les autres. Chez d'autres *Botrytis*, ils sont massifs lorsqu'on maintient les cultures à 18°, mais produisent des microconidies à 27° (KISSLING).

De même, chez les *Fusarium*, les sclérotés stériles sont

réunis par tous les termes de transition aux sclérotés à conidies externes et aux sclérotés à conidies internes ; la formation des uns et des autres, en milieu artificiel, dépend essentiellement de la nutrition.

Pareille métamorphose des sclérotés a été signalée pour plusieurs autres espèces ; je cite le *Pestalozzia Palmarum* (LEININGER). Ici les sclérotés isolés (pseudo-pycnides) prévalent en milieu solide, mais confluent en stromes en présence de saccharose ; ils font, au contraire, défaut sur milieu à faible dose de glucose. En milieux liquides, finalement, ils sont remplacés par des pycnides.

Chez *Colletotrichum Lindemuthianum*, les sclérotés (pseudo-pycnides) résultent également d'une diminution de la glucose (SCHAFFNIT et BONING).

c. — PYCNIDES.

Étant donnée la parenté étroite entre sclérotés et carpophores fertiles, on s'attendra à ce que la genèse des uns et des autres dépende de conditions analogues. C'est ce que nous allons vérifier pour le cas des pycnides.

L'étude de la littérature démontre qu'en réalité la formation des pycnides est en rapport avec les facteurs les plus variés et souvent plus ou moins opposés. En voici la preuve :

Chez *Pestalozzia Palmarum*, les pycnides se développent en présence de concentrations moyennes de matières organiques (LEININGER). La peptone ne dépassant pas 3 p. 100, les nitrates, l'asparagine, combinés avec 2 p. 100 de glucose, semblent favoriser la production des pycnides du *Phoma Betæ* ; avec asparagine seule, elles se forment en dessous de la surface (W. FISCHER).

Chez *Phoma alternariacearum* (CHODAT), les conditions optimales sont réalisées en présence de tartrate et de nitrate d'ammonium ; l'asparagine, au contraire, favorise unilatéralement la production des conidies ; l'amidon gélosé réduit les pycnides à des glomérules rudimentaires dépourvus de spores et d'ostioles.

Chez les *Fumaginées*, l'addition de 10 p. 100 de saccharose

à une solution de 0,005 p. 100 de peptone favorise la production des conidies (SCHOSTAKOWITSCH).

Cependant, suivant certains auteurs, les pycnides se contentent de quantités minimales de matières nutritives. Ce fait ressort en particulier d'un travail de NIESCHULZ sur *Septoria Apii*, *Septoria Lycopersici*, *Septoria Populi*, *Phoma* sp., *Diplodina Lycopersici*. Cet auteur a pu diluer à 0,05 p. 100 sa solution nutritive, sans que les pycnides aient disparu. D'autre part, il a trouvé qu'elles supportent une concentration saline plus élevée que les conidies.

NIESCHUTZ a étudié ensuite l'influence, sur la production des pycnides, des différentes substances constituant le milieu nutritif. Voici ses résultats : une teneur de 0,025 p. 100 de sucre supprime les pycnides chez les *Septoria* ; au contraire, chez le *Phoma* sp., leur nombre augmente proportionnellement à la concentration du sucre. Cette différence entre le *Phoma* et les autres espèces serait attribuable à sa nature plutôt saprophytique.

Parmi les matières défavorables à la production des pycnides, il cite le NaH^2PO^4 , qui entrave leur maturation à des concentrations d'environ 0,01 p. 100. Au contraire, K^2SO^4 , KH^2PO^4 et les sels azotés leur sont plutôt favorables.

L'observation capitale de NIESCHULZ, suivant laquelle les pycnides se forment à des concentrations très basses, est confirmée par d'autres chercheurs ; je signale COONS. Le *Plenodomus fuscomaculans* dépasse, à cet égard, tout ce qu'on connaît, vu qu'il fructifie déjà sur eau distillée.

L'adaptation de ce Champignon à une nourriture extrêmement diluée ressort aussi des faits suivants : ses pycnides disparaissent entièrement, et le mycélium aérien prend le dessus, si la concentration des matières organiques azotées s'élève quelque peu et même si le sucre dépasse $\frac{\text{mol}}{50}$ ou $\frac{\text{mol}}{100}$.

COONS a également étudié l'influence de la qualité des aliments sur la fructification du *Plenodomus* ; il aboutit aux résultats suivants : les pycnides ne sont stimulées spéci-

fiquement par aucune substance, ni azotée, ni hydrocarbonée. Et plus encore : les différentes matières constituant le milieu sont liées corrélativement les unes aux autres quant à leur action morphogénique. Ainsi, suivant leur combinaison, l'influence des matières azotées et non azotées peut être diamétralement opposée.

Ces résultats, très importants, de COONS sont fondamentalement différents des conceptions de KLEBS. *Il n'y a pas de substance spécifique pour la formation des pycnides. Chaque espèce exige pour leur production un milieu qui lui soit ajusté individuellement.*

Mais que penser alors de l'influence si nette, selon KLEBS, du changement de nutrition sur la production des carpophores ? Ce facteur aurait-il une importance plus générale ?

LEONIAN, qui a repris le problème sur de nombreuses *Sphéropsidées*, est moins affirmatif à cet égard que COONS. Pour trancher la question, il a cultivé ses Champignons sur des flotteurs de papier-filtre, à la surface de solutions de composition variée ; de cette façon, il a pu les transférer à volonté d'un milieu à l'autre.

Grâce à cette méthode, il a trouvé, pour *certaines* espèces, qu'une concentration croissante favorise la production aussi bien du mycélium que des pycnides et que la dilution arrête le développement des uns et des autres. Dans d'autres cas, au contraire, elle est inopérante ; de même l'inanition complète peut avoir une action favorable sur certaines espèces ou être indifférente pour d'autres.

En résumé, *ni la composition du milieu ni le changement de régime n'exercent une action spécifique sur la formation des pycnides*. Chaque espèce a ses besoins particuliers en matières nutritives ; ces besoins déterminent ses réactions lorsqu'on la transfère d'une solution concentrée en une solution diluée.

LEONIAN insiste ensuite sur l'importance d'un facteur duquel on n'avait pas tenu compte jusqu'à présent : *la concentration des matières de réserve à l'intérieur du mycélium*. L'épuisement de ces réserves par la croissance du Champignon peut avoir le même effet qu'un transfert du mycélium en milieu pauvre, c'est-à-dire qu'il peut aboutir à la production des

pycnides. Or, deux cas peuvent se présenter : le développement du mycélium aérien est lent ou il est rapide ; la teneur en matières de réserve est importante ou insignifiante ; l'effet sera fondamentalement différent, selon que les unes ou les autres de ces éventualités sont combinées.

Il faut ensuite prendre en considération le fait que les pycnides peuvent s'influer réciproquement. Trop rapprochées les unes des autres, en raison d'un semis trop dense, elles se privent de nourriture et donnent exclusivement leurs parties essentielles. Lorsqu'au contraire la nourriture est surabondante, les enveloppes prennent un développement exagéré, et les pycnides se transforment en stromes.

Je signale, en passant, que des observations analogues, relatives à l'influence du milieu sur la structure des pycnides ont été faites par SCHAFFNIT et BÖNING pour *Colletotrichum Lindemuthianum*. Ces auteurs ont constaté qu'on peut transformer les pycnides en sporodochies et les sporodochies en pseudopycnides, en diminuant successivement la valeur nutritive du milieu.

Il y aurait encore à considérer, après cela, l'action des facteurs physiques sur la production des pycnides. Comme tels sont mentionnés : la dessiccation du milieu qui est utile pour la production des pycnides, mais non indispensable (*Plenodomus fuscomaculans* COONS).

Quant à la lumière, son influence peut être diamétralement opposée, suivant la nature des espèces. Elle entrave la formation des pycnides chez *Diaporthe Sojæ* (LEHMANN), même si elle est intermittente.

L'action retardatrice de la lumière sur la formation des pycnides ressort également du travail de NIESCHULZ sur le *Septoria Populi* et le *Septoria Lycopersici*.

Pour ce qui est ensuite de la maturation des pycnides, elle dépend d'une lumière de faible intensité. Ceci est le cas du *Septoria Apii*, qui ébauche cependant ses pycnides à l'obscurité complète. Plus exigeant est le *Diplodina* sp., qui dépend de la lumière solaire directe pour la maturation de ses pycnides. Chez le *Phoma*, l'action retardatrice de la lumière sur les pycnides se manifeste par leur disposition concentrique

correspondant à l'alternance régulière du jour et de la nuit.

D'après ce qui précède, l'influence de la lumière sur les pycnides peut se résumer ainsi : dans la grande majorité des cas, la lumière est indifférente pour le développement des pycnides ; lorsqu'elle intervient, elle peut diminuer leur nombre sans jamais les supprimer complètement ; les radiations lumineuses isolées agissent comme une lumière de faible intensité (LEONIAN).

Un cas tout à fait exceptionnel est fourni par le *Plenodomus fuscomaculans*. Ici, la lumière est *indispensable* pour le développement des pycnides ; deux heures de lumière solaire directe suffisent déjà pour en déclencher leur formation. D'autre part, on peut remplacer l'action de la lumière par celle de la température ; autrement dit, des pycnides se constituent à l'obscurité à condition de les maintenir à des températures suffisamment élevées ; elles se développent à des températures basses, lorsqu'on expose les cultures à la lumière.

Finalement, même à une lumière intense, la fructification du *Plenodomus fuscomaculans* est étouffée par le développement exubérant du mycélium, lorsqu'on suralimente les cultures (LEONIAN).

L'influence stimulante de la lumière sur les pycnides du *Plenodomus fuscomaculans* est attribuée par COONS à son action oxydante. Le fait qu'on peut obtenir la fructification à l'obscurité par l'addition de 1,25 à 1,5 p. 100 d'eau oxygénée fournit un appui à son hypothèse. La lumière, selon COONS, agirait directement sur la respiration, en stimulant les enzymes respiratoires. Or, dans un milieu riche, la quantité disponible d'oxygène suffit pour la respiration du mycélium ; elle fait défaut lorsqu'on transfère le Champignon en milieu pauvre. Dans ce cas, la lumière activant les diastases peut remplacer l'oxygène et fournir ainsi l'énergie supplémentaire, nécessaire au développement des pycnides.

L'hypothèse de COONS, très intéressante pour le cas du *Plenodomus*, ne s'applique pas aux espèces, bien plus nombreuses, où la lumière entrave la fructification ; autrement dit, l'action de la lumière sur la production des pycnides est spécifiquement différente.

En ce qui concerne le mode d'action de la lumière, ELFVING a émis l'hypothèse qu'elle agirait sur le travail synthétique ; toutefois son influence serait indirecte, vu qu'il n'y a pas de proportion entre l'entrave par la lumière et la valeur nutritive du milieu.

Parmi les autres facteurs physiques, je signale l'*oxygène* qui, en général, stimule le développement des pycnides ; puis l'*humidité atmosphérique*, qui se manifeste directement sur la transpiration ; celle-ci influe sur la production des pycnides chez les espèces qui donnent des pycnides exclusivement sur leur mycélium aérien, mais elle est inopérante chez d'autres qui les forment aussi à l'état submergé.

Voilà les différents aspects sous lesquels s'est présenté à moi le problème de l'action du milieu sur la formation des pycnides.

J'en viens finalement à mes propres résultats relatifs au déterminisme des sclérotés et des pycnides. Le fait qu'en milieu artificiel il y a des transitions des uns aux autres démontre leur parenté étroite ; il légitime, en même temps, leur étude commune.

J'ai observé, tout d'abord, que les milieux favorisant leur production, dans certains genres, ne la stimulent pas nécessairement dans les autres. Il existe, à cet égard, des différences fondamentales, même entre les espèces appartenant à un seul genre. Ce fait démontre nettement que les *dispositions spécifiques* sont tout aussi importantes pour la formation des pycnides que pour la production des conidies.

Impossibilité absolue de déclencher leur développement en culture, chez certaines espèces appartenant soit au genre *Ramularia* (*R. Leonuri*, *Heraclei*, *Sambucina ebuli*, *Geranii pusilli*, *Parietariae*), soit au genre *Ocularia* (*O. haplospora*, *Bistortae*), soit au genre *Cercospora* (*C. Ceratoniae*), soit enfin au genre *Septoria* (*Septoria silvicola*). Les colonies présentent partout un aspect uniforme, malgré toutes les variations apportées aux milieux de culture.

Or, l'incapacité de fructifier en culture peut être en rapport avec la disposition normale du Champignon, telle qu'elle se manifeste aussi dans la nature. Je cite comme exemple

Ramularia Geranii pusilli et *Ramularia Parietariæ*. Ici l'avortement des pycnides s'explique par le fait que le Champignon peut se multiplier par les conidies pendant tout l'hiver. Dans d'autres cas (*Ovularia haplospora*), les pycnides peuvent être remplacées par des périthèces.

Mais cette explication ne s'applique pas aux espèces dont les réactions en culture sont fondamentalement différentes de celles se produisant dans la nature : elles fructifient abondamment sur leur hôte, mais ne donnent pas de pycnides en milieu artificiel. S'agit-il d'un caractère inhérent ou de l'action inhibitrice de la culture ? Il serait difficile de répondre à cette question.

Tout autrement se comportent les espèces qui réagissent avec force et spontanéité au milieu artificiel et qui donnent des sclérotés ou des pycnides dans la plupart des cultures. Je cite le *Ramularia Lampsanæ*, le *Ramularia Prenanthis* et le *Ramularia Adoxæ*. Toutes ces espèces présentent en même temps la particularité de parasiter des Phanérogames à feuilles minces, habitant des stations ombragées et humides. On peut admettre qu'elles s'adaptent à la fragilité de leur substratum par la production rapide des organes de conservation.

Si l'*Ovularia alpina* réagit de la même façon, quoique parasitant des feuilles coriaces, on pourrait y voir des rapports avec la rigueur du climat alpin. Cette interprétation est une hypothèse de travail, et c'est là, pour le moment, sa seule justification.

Des différences se présentent chez une troisième catégorie de parasites, confinés aux feuilles sclérophylles ; il s'agit du *Cercospora Ceratonix*, du *Cercospora Smilacina* et du *Septoria Unedonis*. Leur mycélium se condense, au voisinage de l'épiderme, en un sclérote massif qui rompt, à la manière d'un coin, les parois résistantes de leurs hôtes. Or, ce sclérote abrite, chez le *Cercospora*, à sa face supérieure, les conidiophores ; à sa face inférieure, les pycnides ; chez le *Septoria*, exclusivement les pycnides. J'attribue la condensation du mycélium en sclérotés et le rapprochement des carpophores qui en résulte à la consistance coriace des feuilles sclérophylles qui entrave

l'expansion rapide du mycélium. Effectivement, en milieu gélosé, mou et homogène, la sclérification des pycnides est considérablement diminuée, et ces organes ne se distinguent pas essentiellement de ceux appartenant aux parasites des feuilles minces.

De tout ce qui précède, il résulte qu'en milieu artificiel les parasites peuvent maintenir certains caractères, mais qu'ils en modifient d'autres, dans la même mesure.

Ceci posé, considérons l'action des différents éléments constituant le milieu de culture sur la formation et la structure des pycnides.

Dans la grande majorité des cas, la matière azotée joue un rôle très important en ce qui concerne leur morphogénèse. Quant aux *hydrates de carbone*, leur nature et leur concentration déterminent uniquement les dimensions des pycnides, sans modifier ni leur structure ni leur aspect. Seul le *Phleospora Bupleuri* fait exception à cette règle ; ses pycnides naissent en surface, lorsque la gélose renferme 1 p. 100 de glucose ; elles se forment plutôt en profondeur, lorsque la concentration du sucre est réduite au dixième.

Quant au rôle de la *matière azotée*, j'ai pu constater des différences entre les réactions des genres à fructification exosporée et endosporée d'une part, et les genres à fructification exclusivement endosporée de l'autre. Ces derniers réagissent généralement avec force et spontanéité à l'influence du milieu et donnent des pycnides sur des géloses où elles manquent aux espèces pourvues de conidies. Cette règle souffre cependant des exceptions ; ainsi le *Phyllosticta* endosporé se rapproche, par ses réactions, plutôt des formes à fructification exosporée. D'autre part, les *Septoria silvicola*, *Heraclei* et *Podagrariae* s'adaptent imparfaitement ou pas du tout aux milieux artificiels.

Chez les autres *Septoria*, comme dit, les pycnides cultivées se distinguent uniquement par leurs dimensions de celles développées dans la nature. Ainsi, le *Septoria Galeopsidis* donne des pycnides normales même sur les milieux ammoniacaux [renfermant du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$], qui sont souvent défavorables à la fructification des genres exosporés.

Au contraire, quand on cultive cette espèce en présence d'azote organique, l'enveloppe des pycnides s'hypertrophie aux frais du tissu sporigène.

Des observations analogues ont été faites sur le *Phleospora Bupleuri* ; ici, la concentration du $(\text{NH}_4)^2\text{SO}_4$ décide s'il y a production de pycnides à macrospores ou à microspores.

Quant au KNO_3 , il y est franchement défavorable au développement normal des pycnides. Chez le *Septoria Galeopsidis* et le *Phyllosticta Antirrhini*, le *Septoria Unedonis* et le *Septoria Flammulæ*, au contraire, il constitue un excellent aliment.

Passons aux réactions des genres à fructification exosporée, tels que *Ramularia*, *Ovularia* et *Cercospora*. Dans la plupart des cas, les pycnides n'atteignent pas leur maturité complète sur géloses synthétiques ; leur développement s'arrête généralement avec la formation, à leur intérieur, des cellules-mères des pycnosporos (1). Très souvent, les pycnides sont dépourvues de toute différenciation et se transforment alors en sclérotos. Ceux-ci maintiennent d'habitude leur forme globuleuse ; parfois ils dégénèrent en glomérules rudimentaires ou se réduisent en agglomérations irrégulières de cellules brunes.

Toutes ces modifications dépendent de la valeur nutritive des milieux considérés ; toutefois, on ne peut dire que tel milieu détermine rigoureusement telle structure. Beaucoup d'espèces produisent ainsi des pycnides à tissu sporigène exclusivement en présence d'azote organique (en particulier avec peptone à 0,1 p. 100, additionnée de glucose à 1 p. 100). D'autres, au contraire, se contentent d'azote minéral, et leur tissu sporigène apparaît là où les premières restent complètement stériles ; en présence de peptone, leurs pycnides deviennent stromatiques.

L'influence de l'asparagine se manifeste dans beaucoup de cas par l'apparition de microspores (*Ramularia Ajugæ*, *Ramularia Ranunculi flabellati*, *Ramularia Ranunculi auricomis*, *Ramularia acris*, *Septoria Galeopsidis*). Ceci correspondrait au fait que l'asparagine déprime généralement le déve-

(1) Seul le *Ramularia Prenanthis* fait exception à cette règle.

loppement des pycnides. Cette hypothèse, suivant laquelle les microspores sont des spores rudimentaires, est confirmée par l'observation faite sur le *Septoria (Phyllachora) Ægopodii*. Ici les pycnides à spores bactérioides se forment principalement en hiver, au moment où les conditions extérieures sont particulièrement défavorables. D'autres chercheurs sont arrivés à des conclusions analogues quant à l'interprétation des microspores ; seul DODGE la rejette.

Il serait cependant faux d'attribuer à l'asparagine le rôle de déclencher une sporulation anormale. J'ai observé des microspores en présence de KNO_3 chez *Ramularia Sambucina ebuli* ; en présence de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, chez *Phleospora Bupleuri* ; de peptone, chez *Ramularia Geranii Phæi*. Le *Graphium pallescens* en produit même sur agar de malt glucosé. Dans d'autres cas, l'apparition des microspores dépend des conditions physiques ; je cite l'exemple du *Botrytis cinerea*, où les pycnides donnent des spores bactérioides à 27°, mais restent stériles à 18° (KISSLING).

J'ai pu constater, dans ce même ordre d'idées, un certain antagonisme entre les conditions favorables à l'apparition des sclérotés et des pycnides, d'une part, et celles qui déclenchent la production des conidies, de l'autre. Ainsi, le *Cercospora Malvarum* constitue des conidies en présence de KNO_3 , jamais des pycnides ; dans d'autres géloses renfermant de la peptone, il produit exclusivement des pycnides. La plupart des espèces sporulent en cultures sur lames sans y développer des pycnides.

De tout ce qui précède, je tire les conclusions suivantes : il est complètement impossible d'établir une règle générale relative au déterminisme des pycnides. Leur formation en culture peut dépendre de conditions, très différentes, suivant les espèces : les unes sont insensibles à toute modification du milieu artificiel ; les autres réagissent à un changement, même léger, des matières nutritives, en transformant les pycnides normales en pycnides à microspores ou en sclérotés stériles.

Ce résultat n'est pas sans intérêt pour la classification des Champignons. J'en conclus que la présence soit de sclérotés,

soit de pycnides à microspores, soit de pycnides stromatiques, ne peut avoir la valeur taxonomique que lui ont attribuée certains auteurs.

Prenons, par exemple, le cas des pycnides à microspores. Vu l'impossibilité de les identifier par l'observation directe, on les a fréquemment attribuées à de nouvelles espèces appartenant au genre *Phyllosticta* ; en réalité, beaucoup de ces soi-disant *Phyllosticta* rentrent dans le cycle évolutif soit des *Ramularia*, soit des *Ovularia*, soit des *Cercospora*.

Rares sont les cas, signalés dans la littérature, où l'on a découvert leurs connexions génétiques ; je cite le *Marsonia Juglandis*, dont les pycnides peuvent renfermer des macrospores et aussi des microspores ; puis le *Phleospora Ulmi* et le *Mycosphærella Hippocastani*, qui donnent des micropycnides également en culture ; enfin le *Sphærulina Rehmiana*, le *Guignardia Niesslii*, *Pseudopeziza Ribis* étudiés par KLEBAHN ; ensuite *Cylindrosporium Orobi*, *Mycosphærella Jacevskyi* et *Mycosphærella Lathyri*, selon POTEBNIA, et finalement le *Polythrincium Trifolii*, que j'ai étudié récemment.

A cette liste, il faut ajouter le *Ramularia Sambucina* et l'*Ovularia sphæroidea*, dont j'ai pu identifier les pycnides à microspores par l'observation directe ; enfin, toutes les autres espèces où la succession des pycnides aux conidies a été prouvée par mes cultures.

Si mes recherches ont éclairé d'un nouveau jour le déterminisme des pycnides, plus ou moins modifiées, elles ont également fourni des renseignements sur le *développement des pycnides normales*. Les mises au point toutes récentes de KEMPTON, DODGE et ARCHER, me dispensent d'insister sur l'état actuel de la question.

Le développement des pycnides est symphyogène dans la plupart des espèces considérées, méristogène chez le *Phleospora Bupleuri*.

Ayant étudié ensuite l'évolution du tissu sporigène chez les *Ramularia*, *Ovularia* et *Cercospora*, j'ai pu révéler les faits suivants : sa différenciation débute au centre de l'ébauche par une accumulation très frappante du protoplasme et des noyaux à l'intérieur des cellules sporigènes. Lorsque les

cellules sporigènes sont régulièrement disposées, elles peuvent, dans leur ensemble, prendre le caractère d'un ascogone (1). Cette ressemblance s'efface dans la suite par leur fractionnement rapide et par la production d'une cavité schizogène.

Développement centrifugal et séparation schizogène des cellules-mères des spores semblent également réalisés dans d'autres espèces ; je cite les observations de VINCENS sur le développement des pycnides du *Coniothyrium concentricum* en milieu artificiel.

En ce qui concerne le développement du tissu sporigène chez les autres genres, étudiés dans ce mémoire (*Septoria* et *Phleospora*), il n'offre aucune particularité saillante ; les spores en maturation s'allongent plus que dans les cas précités ; mais elles peuvent aussi s'arrêter à un état précoce, lorsque leur développement est entravé par les rigueurs de la mauvaise saison ou bien par une influence défavorable émanant du milieu de culture. Pareille structure rudimentaire des spores se retrouve d'ailleurs chez les pycnides symphyogènes.

Si mes recherches ont démontré, d'une part, quelles sont les conditions physiologiques qui déterminent l'apparition et la différenciation des pycnides et des sclérotés, elles ont fourni, en même temps, des renseignements sur leur rôle biologique.

L'abondance de ces organes chez la plupart des *Ramularia*, *Ovularia* et *Cercospora* démontre leur importance pour l'hibernation. Au contraire, la rareté, voire l'absence des périthèces classe ceux-ci plutôt parmi les organes rudimentaires ; d'ailleurs, leur évolution est bien plus complexe et plus lente que chez les pycnides.

Il n'est pas exclu que mes conclusions relatives au rôle biologique des pycnides et des périthèces ne s'étendent à d'autres genres. A cet égard, l'observation de REDDICK, suivant laquelle les infections chez le *Guignardia Bidwellii* sont bien plus fréquentes à partir des pycnosporos qu'à partir des ascosporos, me paraît très suggestive et mériterait d'être contrôlée pour d'autres cas.

(1) L'ébauche d'un périthèce, signalée par LIKHITÉ chez le *Ramularia Urticæ*, peut, par conséquent, tout aussi bien être une ébauche très jeune de pycnide.

d. --- PÉRITHÈCES.

Pour étudier la littérature relative à la physiologie des périthèces, on peut prendre comme point de départ les recherches de KLEBS sur *Eurotium* et *Aspergillus*. Les deux espèces produisent leurs périthèces sur tous les milieux qui assurent une bonne croissance du mycélium. Ils prédominent ainsi sur pain humide et sur toutes les solutions nutritives renfermant de la glucose à 10 p. 100 ; au contraire, à partir de 15 p. 100 de glucose prévalent les conidies ; d'autre part, des températures relativement basses (16°) favorisent unilatéralement la formation des conidies ; au contraire, des températures plus élevées (28°) prédisposent au développement des périthèces. Lorsqu'on enrichit le milieu de culture en glucose, la forme parfaite apparaît aussi à des températures basses.

La formation des périthèces d'*Aspergillus* dépend de conditions analogues. Parmi les facteurs qui exercent une action spécifique sur leur développement, je signale la température, l'humidité atmosphérique et la teneur en glucose et en KNO_3 du milieu. Je n'insiste plus sur les détails.

En résumé, la production des périthèces chez *Eurotium* et *Aspergillus* dépend de conditions bien déterminées. Pour l'*Aspergillus* interviennent, en outre, certaines conditions internes ; car ses périthèces naissent exclusivement en automne, après le développement de nombreuses générations conidiennes.

Les expériences de KLEBS ont été reprises sur d'autres espèces ; les résultats de ces recherches ont démontré que la production des périthèces est moins facile à obtenir qu'on ne l'avait admis ; elle dépend de conditions extrêmement complexes et difficiles à analyser, parce que spécifiquement différentes.

Considérons d'abord l'influence de la nutrition. Pour obtenir les périthèces chez *Ascobolus citrinus*, SCHWEITZER s'est servi d'un milieu renfermant de l'asparagine et de l'albumine, additionnés de farine gélosée. ZIKES a observé des périthèces d'*Aspergillus* sur milieux synthétiques renfermant égale-

ment de l'asparagine à 1 p. 100 et de la saccharose à 7,5 p. 100. WEBER a préféré l'agar de Pommes de terre ou de farine d'Avoine pour ses cultures du *Septoria Avenæ*. L'emploi de saccharose à 1,5 p. 100, additionnée d'asparagine à 0,5 p. 100, a permis à HEMMI TAKEWO d'obtenir des périthèces chez plusieurs *Glæosporium*. L'extrait d'Avoine et de malt gélosés ont fourni des périthèces chez des *Macrosporium* (BOLLE). Enfin, BESZONOFF a obtenu la production des périthèces chez l'*Aspergillus niger*, en le cultivant sur une solution glucosée très concentrée (65 p. 100).

De ces faits, il résulte que les périthèces peuvent se constituer sur des milieux de composition et de concentration extrêmement variées, mais fréquemment en présence d'asparagine.

Mes observations personnelles sur le genre *Hypomyces* ont montré que, parmi les substances nutritives, la matière azotée joue un rôle prépondérant. Son utilisation par le Champignon confère au milieu une composition favorable au développement des périthèces.

D'une manière très générale, la valeur nutritive d'une pareille substance azotée est en rapport non seulement avec sa nature chimique, mais aussi avec son degré de dissociation, avec sa réaction et, indirectement, avec la nature de l'hydrate de carbone ; interviennent ensuite, dans son utilisation, le p_H du milieu, la température, l'humidité, l'éclairage, l'aération, puis enfin tous les facteurs internes de l'espèce considérée.

J'estime, d'autre part, que la matière azotée intervient plutôt par ses produits de dégradation. Or, cette dégradation dépend, à son tour, d'une foule de conditions extrêmement complexes, dont l'enchaînement est difficile à élucider.

Le problème se pose de savoir quelle conséquence il faut tirer de ces données générales pour le cas particulier de l'*Hypomyces rosellus*.

Pour résoudre cette question, je rappelle le fait important que les périthèces se forment régulièrement après l'alcalinisation, jamais après l'acidification. Or, la réaction acide qui se manifeste par la pigmentation jaune de la gélose apparaît toujours en présence d'une quantité élevée de glu-

cose. Elle résulte, selon toute évidence, de la transformation de la glucose en acides organiques. Cette acidité du milieu est augmentée, lorsque la glucose est combinée avec des sels d'ammonium qui dégagent également un radical acide.

Tout autrement, lorsque la concentration de la glucose est moyenne et que le milieu renferme du KNO_3 . Ce sel se dégage du KOH et neutralise, par conséquent, les acides résultant de la dégradation de la glucose ; la réaction peut même devenir faiblement alcaline.

Même effet en présence d'*asparagine*, qui stimule également la production de périthèces. Son action particulièrement favorable, également observée par d'autres chercheurs (Voir p. 265), pourrait s'expliquer par les considérations suivantes : l'alcalinisation qui résulte de sa dégradation est moins intense que celle provenant d'autres substances azotées (telles que la peptone). D'autre part, l'asparagine fournit en même temps le carbone et l'azote nécessaires à la nutrition, sans stimuler la croissance végétative autant que la glucose. On sait effectivement, par une observation de CZAPECK sur *Aspergillus*, que l'asparagine produit une récolte trente fois inférieure à celle que donne une quantité quatre fois moindre de glucose.

Si toutes ces considérations nous expliquent les qualités spéciales de l'asparagine, les recherches de WAKSMAN fournissent certaines précisions à ce sujet. Cet auteur a trouvé que la transformation de l'asparagine en ammoniacque est plus abondante, lorsque les Champignons qui la dégradent présentent un maximum de croissance. Il y aurait donc une certaine proportionnalité entre l'alcalinisation et la vitesse de croissance. Intervient ensuite la concentration de la glucose, qui entrave une accumulation préjudiciable d'ammoniacque.

Les résultats de WAKSMAN ont été confirmés et complétés en même temps par les observations de BUTKEWITSCH. Cet auteur insiste sur l'antagonisme entre la formation d'ammoniacque et celle d'acide oxalique résultant l'un et l'autre de la transformation de l'asparagine. Tant que les cultures sont jeunes, c'est l'acide qui domine ; au contraire, dans les cultures plus anciennes, la production d'ammoniacque prévaut.

A un moment donné, ces deux substances existent exactement dans les proportions qui sont réalisées dans l'oxalate d'ammonium.

Ces intéressantes découvertes du biochimiste doivent aussi s'appliquer au cas de l'*Hypomyces* ; des études analogues que je me proposais de faire sur cette espèce ont été empêchées par le fait que le Champignon prend des allures anormales, lorsqu'on le cultive en solutions nutritives. Ces milieux s'éloignent de trop des conditions normales nécessaires à la formation des périthèces. Pour réaliser ces conditions, il faudrait reproduire l'enchaînement très complexe entre la composition chimique du milieu d'une part et la vitesse de croissance et le métabolisme du Champignon, de l'autre. On peut admettre que les périthèces se produisent, lorsque tous ces facteurs sont proportionnés entre eux ; au contraire, lorsque l'un ou l'autre subit la moindre modification, leur formation est entravée.

Le fait, d'autre part, que la *maturation* des périthèces est *plus complexe* et *plus lente* que celle des pycnides pourrait aussi s'interpréter par leur fonctionnement plus tardif, au printemps.

La *succession régulière* des *périthèces* aux *pycnides* pourrait enfin être en rapport avec la présence de *substances* stimulant la formation des uns et déprimant le développement des autres.

Mes essais de culture ont démontré que tel pourrait être effectivement le rôle de l'asparagine, du moins dans certains cas.

Nous avons vu ensuite qu'il y a, chez *Hypomyces rosellus*, un parallélisme étroit entre la production de la forme ascosporée et l'apparition d'un pigment rouge. Ceci m'a amené à comparer mes observations avec les données, éparpillées dans la littérature, sur la pigmentation des Champignons, en général.

J'ai pu trouver des renseignements intéressants à ce sujet dans les travaux de BRENNER sur *Penicillium purpurogenum* ; de DOBELT sur *Penicillium* sp. ; d'APPEL et WOLLENWEBER, de BESSEY et SIDERIS sur les *Fusarium* ; de LABORDE sur *Eurotiosis Gayoni* ; de MEDISCH sur *Hypocrea rufa* ; de NAUMANN sur *Epicoccum purpureum* ; de STEVENS

et HAWKINS sur *Endothia*; de COUPIN et FRIEDEL sur *Sterigmatocystis versicolor*.

Ces auteurs sont unanimes à constater que la pigmentation dépend essentiellement de la nutrition des Champignons. Les milieux à décoctions sont moins favorables à l'étude, parce que très souvent leurs nuances se superposent aux pigments, produits par les Champignons. Dans certains cas cependant, les réactions sont très nettes sur substances végétales. Ainsi, les *Fusarium*, étudiés par APPEL et WOLLENWEBER, produisent un pigment jaune en culture sur riz; une coloration rouge, lorsqu'on les inocule sur Pommes de terre.

Bien plus précis sont les renseignements qu'on possède sur la pigmentation des Champignons en milieux synthétiques.

C'est la composition quantitative et qualitative du milieu et surtout la nature de la source *azotée*, puis aussi sa teneur en sucre et en matières minérales qui déterminent la réaction des différentes espèces.

En ce qui concerne les substances *hydrocarbonées*, elles agissent très différemment suivant leur caractère chimique et suivant la nature des espèces considérées. Ainsi, chez *Penicillium purpurogenum*, la pigmentation est faible en présence d'amidon; elle est, au contraire, intense, lorsque le milieu renferme de la galactose et de la raffinose et surtout de la glucose et de la lévulose. BESSEY relate des observations analogues sur des *Fusarium*.

En ce qui concerne la concentration optimale du sucre pour la production du pigment, les auteurs indiquent généralement 1 à 5 p. 100. L'*Eurotiosis Gayoni* seul fait exception à cette règle. Ici, la pigmentation est particulièrement intense, lorsque l'aliment hydrocarboné fait complètement défaut.

Pour ce qui est de l'action des matières minérales, j'ai trouvé quelques indications isolées, suivant lesquelles la présence de Mg, S et P, influe favorablement la pigmentation (DOBELT, MEDISCH).

On est mieux renseigné sur la valeur des *substances azotées*. Les auteurs sont unanimes à constater qu'il existe un antagonisme entre les nitrates et l'asparagine d'une part,

et les sels d'ammonium, de l'autre. Ils insistent de même sur l'action particulièrement favorable de l'asparagine sur la pigmentation. La coloration rouge que confère cette substance aux cultures a été observée chez *Penicillium purpurogenum* et chez *Epicoccum purpureum*. Mais elle apparaît également en présence de matières albuminoïdes, telles que le glycocol, l'alanine, la tyrosine, la lysine et l'arginine. Puis elle se manifeste sur les milieux renfermant du KNO_3 .

Tout autrement, lorsqu'on remplace l'asparagine par un sel d'ammonium. Dans certains cas, le milieu de culture perd sa pigmentation (*Penicillium purpurogenum*, *Hypocrea rufa*); ou bien il prend une teinte jaune très prononcée (*Aspergillus ochraceus*).

Exactement, comme je l'ai constaté pour l'*Hypomyces rosellus*, ces virages sont en rapport étroit avec les réactions des milieux considérés. Ainsi, un milieu quelconque inoculé de *Penicillium purpurogenum* prend toujours la coloration rouge, lorsqu'on l'alcalinise.

L'addition d'une dose, même faible, soit de H_2SO_4 , soit de CaCO_3 , suffit pour faire virer les cultures d'*Endothia*, soit au rouge, soit au jaune.

Le *Sterigmatocystis versicolor* présente, à cet égard, une sensibilité particulièrement prononcée : il est jaune en milieu légèrement alcalin, orange en milieu neutre, et rouge sur milieux franchement alcalins. Il en est de même chez l'*Eurotiopsis Gayoni*. En neutralisant les acides, produits du métabolisme, par l'incorporation des nitrates au milieu de culture, la pigmentation devient d'autant plus intense que la réaction du milieu se rapproche de la neutralité (LABORDE).

De pareilles observations ont amené certains auteurs à considérer les pigments comme de véritables matières de défense, destinées à neutraliser les acides nuisibles du métabolisme (NADSON).

Les renseignements ci-dessus, tirés de la littérature, s'appliquent entièrement à l'*Hypomyces rosellus*. Ils montrent, en outre, qu'il y a un parallélisme étroit entre les conditions qui déterminent la production du pigment rouge et celles qui déclenchent la formation des périthèces.

Des divergences se présentent cependant en ce qui concerne l'influence des matières albuminoïdes sur la pigmentation. Elles l'entravent complètement dans certains cas, comme par exemple chez les *Fusarium* (selon APPEL et WOLLENWEBER, et plus tard BESSEY); dans d'autres cas, au contraire, la pigmentation est d'autant plus intense que le milieu est plus riche en matières albuminoïdes. C'est ce que LABORDE a constaté chez *Eurotiopsis Gayoni*. Il se l'explique par le fait que le pigment lui-même est de nature albuminoïde.

Voilà les indications que j'ai pu trouver relatives à l'influence du milieu de culture sur la pigmentation des Champignons.

Les conditions déterminant la production des pigments se rapprochent donc sensiblement de celles qui déclenchent la formation des périthèces.

Je reviens à présent au problème plus général d'où j'étais parti, à savoir l'influence de la nutrition sur la production de la forme ascosporee.

Les périthèces peuvent surgir dans les milieux les plus divers, comme je l'ai démontré au commencement du chapitre. C'est ce qui a amené certains auteurs à nier les rapports *directs* existant entre la fructification et la nutrition et à attribuer un rôle décisif au *changement* de nourriture. Je rappelle, dans cet ordre d'idées, les essais plus anciens de CLAUSSEN qui a obtenu, chez le *Pyronema confluens*, la formation de périthèces en faisant pousser le Champignon d'un milieu riche, renfermant de l'inuline, sur un milieu pauvre qui en était dépourvu.

Ces expériences ont été reprises et amplifiées tout récemment par ROBINSON. Cet auteur s'est servi, pour ses cultures, de l'agar de COONS, dont il a varié la concentration des différents sels constitutifs; par cette méthode, il a obtenu les résultats suivants: la production de la forme ascosporee chez *Pyronema* correspond à l'épuisement de la source azotée, et elle atteint son optimum à une dilution de $\frac{\text{Mol}}{2\,000}$. Autrement

dit, le développement des organes reproducteurs va de pair avec l'arrêt de la croissance végétative.

La preuve en est fournie par le fait qu'on peut atteindre le même but, en entravant, par d'autres moyens, la croissance végétative. Ainsi, les périthèces apparaissent lorsqu'on coupe les extrémités jeunes des hyphes, ou si on les fait pousser contre les parois des verres de culture. D'autre part, la production des périthèces dépend aussi de la quantité absolue des matières organiques et de la substance azotée, mais surtout de la proportion entre les unes et les autres ; cette proportion est de 4 : 1 pour la maltose et le nitrate d'ammonium.

Comme résultat principal du travail de ROBINSON je retiens le fait que la fructification du *Pyronema confluens* dépend d'un épuisement de la nourriture. En ce qui concerne l'influence d'un changement de nourriture, résultant du transfert du mycélium d'un milieu pauvre sur un milieu riche, cet auteur n'a pu confirmer les résultats de CLAUSSEN.

A cet égard, les recherches de LEONIAN marquent un pas sérieux en avant. Cet auteur s'est servi des cultures de *Valsa* pour les transférer de solutions nutritives riches en solutions pauvres (diluées en proportions variables). Il a vu apparaître en premier lieu les pycnides, et ensuite les périthèces, lorsque la concentration du deuxième milieu était 1,37 du premier ; ces organes étaient particulièrement nombreux lorsque le degré de dilution du second milieu n'était que de 24 p. 100 du premier.

LEONIAN a trouvé ensuite que la production des périthèces ne dépend pas uniquement du changement de nourriture ; la présence d'un *stimulant spécifique* lui paraît tout aussi importante. Dans ses milieux (renfermant de la maltose, de la peptone et du malt), l'absence du malt entraîne infailliblement la stérilité du mycélium ; il est impossible de le remplacer par des produits chimiquement purs, tels que la saccharose et le NH_4NO_3 .

En résumé, les observations de LEONIAN, faites sur le *Valsa*, confirmeraient entièrement les résultats obtenus par KLEBS.

D'autre part, l'importance des *facteurs physiques*, également signalée par cet auteur, a été corroborée par des recherches ultérieures.

KLEBS avait trouvé pour l'*Eurotium repens* qu'une température moyenne de 15° favorise unilatéralement le développement des conidies. Au contraire, à 27°-28° apparaissent exclusivement des périthèces, et le mycélium et les conidies disparaissent ; d'autre part, l'élévation de la température n'est pas spécifique pour la fructification ascosporee ; car, à condition de cultiver le Champignon sur milieu riche, — par exemple en présence de glucose à 40 p. 100, — on peut observer des périthèces à des températures moyennes.

Pour ce qui concerne l'action de la lumière, on sait qu'elle est indispensable pour la production des périthèces de l'*Ascophanus carneus* et du *Sordaria*, qui ne s'ébauchent même plus à l'obscurité.

Interviennent ensuite la *dessiccation du milieu* (*Valsa leucotoma*) et la *diminution* de la *pression atmosphérique*.

Des faits signalés ci-dessus, il résulterait que les conditions favorables à la production des périthèces ne sont pas essentiellement différentes de celles qui déclenchent la formation des pycnides. Les uns et les autres dépendent, en résumé, de l'augmentation et de la diminution des conditions générales de la vie (température, lumière, humidité, pression de l'oxygène, qualité et quantité des matières organiques et minérales). Il ne s'agit donc pas d'excitations spécifiques, inexistantes pendant la période végétative, mais uniquement d'un *changement quantitatif* des excitations normales. Voilà, du moins, comment on pourrait résumer, avec JOST, l'opinion, devenue classique, de la plupart des auteurs.

Mais il ne faut pas se dissimuler que l'accord est loin de régner sur ce point. Certains chercheurs, et non les moins compétents, estiment, au contraire, que la formation des périthèces est un phénomène bien plus complexe et que les facteurs qui la déterminent demeurent inconnus dans la plupart des cas.

A l'appui de cette hypothèse, je cite le fait que certaines espèces donnent des périthèces exclusivement sur milieux inoculés de *Bactéries*, tandis qu'elles restent stériles en cultures pures. Tel est le cas d'un *Aspergillus* cultivé par SARTORY et de l'*Ascobolus furfureus* cultivé par MOLLIARD. On n'a

pu fournir aucune interprétation convaincante de ce phénomène.

L'une des plus récentes contributions à ce sujet, démontrant l'enchaînement très complexe des facteurs, est due à SARTORY. Cet auteur a abouti à la production des périthèces d'*Aspergillus fumigatus* en irradiant ses cultures par des rayons X. Ces essais ont réussi exclusivement, lorsque les cultures étaient jeunes et lorsque le milieu n'était ni trop riche, ni trop pauvre ; l'auteur attribue l'action stimulante du radium, d'une part, à la dissociation du milieu par cette substance ; de l'autre, à la modification de son p_H , qui en est la conséquence ; cette modification agit sur la perméabilité de la membrane cellulaire, en la diminuant, et aboutit ainsi à la sécrétion plus abondante des diastases. Cette sécrétion entraîne ensuite, comme conséquence immédiate, la production des périthèces. Effectivement, il y a accumulation de périthèces à la zone limite acide de croissance, là où il s'est produit un trouble de la perméabilité cellulaire.

Les résultats de SARTORY présentent un intérêt tout particulier, et il est regrettable que nos connaissances, en cette matière, en restent là, pour les autres espèces. On ignore, en effet, pour l'immense majorité des *Ascomycètes* et des *Deutéromycètes*, et en particulier pour les espèces parasitaires, *quel est l'enchaînement des conditions qui déclenchent la production des périthèces en milieu artificiel*.

Les faits suivants en fournissent la preuve.

On a voulu établir un parallèle entre l'incapacité de fructifier en culture et certains caractères biologiques, tels que, par exemple, le parasitisme. Il n'en est rien en réalité, car il existe même des parasites obligatoires qui parcourent tout leur cycle évolutif en milieu artificiel.

Cette indépendance complète des caractères cultureux d'une part, et des caractères d'adaptation de l'autre, ressort du fait suivant : il existe certaines espèces saprophytiques de *Nectria*, qui donnent des périthèces exclusivement sur matières végétales solides, jamais sur géloses ; d'autres, quoique saprophytiques, ne fructifient jamais en milieu artificiel (*Nectria moschata*) ; une troisième catégorie, finalement,

étroitement spécialisée comme parasites, produit volontiers des périthèces en culture pure (*Nectria galligena*).

D'autres Champignons, enfin, très spécialisés comme parasites foliaires, tels que le *Polystigma rubrum* (MEYER) et certains *Venturia*, donnent sur géloses des colonies cotonneuses, comme n'importe quelle moisissure, sans cependant fructifier.

Le problème de savoir à quoi tient l'avortement des périthèces en milieux artificiels a passionné de tout temps les mycologues. SHEAR, qui l'a discuté avec une compétence toute particulière, croit pouvoir éliminer tout d'abord les facteurs suivants : 1^o âge de la culture et époque où le Champignon a été collectionné ; 2^o périodicité, en rapport avec des changements saisonniers ; 3^o affaiblissement de leur vigueur par un long développement végétatif ; 4^o nutrition ou autres conditions du milieu.

WEHMEYER, qui s'est posé tout récemment la même question, est arrivé à des conclusions analogues : l'absence des périthèces n'est pas en rapport avec le manque de certains aliments dans les milieux artificiels. Mais ce seraient, d'après lui, les *changements dans la circulation de l'eau* qui en déterminent l'avortement. De plus, l'humidité atmosphérique, anormalement élevée en tube de culture, favorise unilatéralement le développement du mycélium aérien. Au contraire, sur l'hôte vivant, la déshydratation se fait d'une manière fondamentalement différente. Effectivement, l'*Endothia parasitica* forme ses périthèces dans la nature, au moment où l'écorce commence à se dessécher, c'est-à-dire lorsque la circulation de l'eau diminue légèrement. Il en est de même pour beaucoup d'*Ascomycètes*, qui ont su s'adapter à la circulation défavorable de l'eau dans le milieu artificiel ; leurs périthèces se présentent en premier lieu aux endroits les plus secs de la gélose.

Les cas signalés par WEHMEYER démontrent que la dessiccation peut constituer le facteur prédominant pour la production des périthèces. Cette interprétation est d'une application très restreinte, car beaucoup d'espèces produisent leurs périthèces en culture, non pas aux endroits les plus secs, mais au contraire là où se maintient un maximum

d'humidité, au fond des tubes (*Hypomyces rosellus*), ou bien entre le verre et la gélose.

De tout ce qui précède, il résulte que les facteurs externes jouent certainement un rôle important dans la genèse des périthèces ; mais il faut aussi tenir compte des facteurs *internes, inhérents à l'espèce*. Prenons, par exemple, la polarité sexuelle du mycélium, qui se manifeste par son hétérothallie et qui est en rapport direct avec le développement des périthèces.

Voici comment j'ai résumé (1926) nos connaissances relatives à ce sujet : EDGERTON, ayant isolé en cultures monospermes des races de certains *Glomerella*, a constaté des différences entre celles qu'il qualifie de positives (+) et les autres, appelées négatives (—). Les premières ont un mycélium aérien floconneux à croissance plus vigoureuse que les races négatives. Elles se distinguent ensuite les unes des autres par un caractère physiologique particulièrement important : lorsqu'on combine par paires, sur un seul milieu de culture, les différentes races, il se forme à leur contact des périthèces bien plus nombreuses que si on les cultive isolément. EDGERTON attribue ce phénomène à leur *polarisation sexuelle* ; car, si l'on combine ces races avec d'autres, « non ascogènes », donc neutres, on n'obtient pas de périthèces du tout ; toutefois, cette polarité sexuelle ne semble pas être complète. Car, en réunissant des races positives et des races négatives, isolées de différents hôtes, il n'y a pas davantage production de périthèces.

La polarisation sexuelle semble inexistante chez beaucoup d'*Ascomycètes*, qui sont homothalles. Le fait a été vérifié expérimentalement par les frères MARCHAL chez les espèces fimicoles du genre *Chætomium*.

Il en est de même pour le *Valsa Kunzei*, le *Diatrype stigma*, *Eutypella fraxinicola*, *Diapotha albo velata* et le *D. binoculata*, étudiés, à ce point de vue particulier, par WEHMEYER. Au contraire, chez le *Diaporthe pernicioso*, examiné par CAYLEY, de même chez le *Glæosporium nervisequum* (selon KLEBAHN), et le *Valsa leucostoma*, isolé par LEONIAN, les races productrices de périthèces se distinguent, par leurs origines,

des autres qui n'en forment pas, les premières provenant d'ascospores, les autres de conidies.

La polarisation sexuelle est *ébauchée* chez le *Fusarium moniliforme*. WINELAND en a isolé deux races, dont l'une produit, en culture monosperme, des périthèces rudimentaires ; l'autre, exclusivement du mycélium ; seule leur combinaison amène la production de périthèces normaux.

La différenciation sexuelle est nette chez le *Penicillium luteum* et représente, par conséquent, un caractère stable. Ici, les périthèces ne semblent même plus ébauchés en cultures monospermes, mais se forment en grande quantité, lorsqu'on combine par paires les cultures. L'activité sexuelle des races semble d'ailleurs liée, en grande ligne, à la faculté de liquéfier la gélatine, à l'incapacité de produire un pigment rouge et à la vigueur de la croissance végétative (DERX).

La polarité sexuelle semble fixée chez le *Ophiobolus Cariceti* (étudié par KIRBY). Ici, la formation de périthèces, par le contact des deux races sexuelles, va de pair avec la production d'un pigment. Il en est de même pour l'*Ascobolus magnificus*, saprophyte étudié par DODGE. Dans ce cas, la nature sexuelle des races a pu être démontrée directement par le fait qu'elles forment leurs organes reproducteurs exclusivement au contact. Ce détail, fort suggestif, n'a pu être mis en évidence chez les autres espèces à races sexuellement polarisées.

Tous ces faits sont très intéressants et mériteraient de nouvelles études ; mais on ne peut attribuer trop d'importance au rôle de l'hétérothallie ; car beaucoup d'espèces nettement homothalles sont incapables de donner des périthèces en culture pure. Tel est le cas des *Glomerella*, dont SHEAR a isolé et combiné de nombreux tronçons monospermes, sans jamais avoir observé la forme parfaite en milieu artificiel. Mais, lorsqu'il choisissait des tronçons qui avaient une tendance *naturelle* à fructifier sur gélose, ils produisaient des périthèces indistinctement en cultures monospermes ou polyspermes. Bref, le fait de la polarité sexuelle ne peut à lui seul nous expliquer pourquoi certaines espèces ne produisent pas de périthèces en milieux artificiels.

Par toutes ces considérations, on arrive finalement à la conclusion que l'incapacité de fructifier en culture constitue souvent un caractère héréditairement stable, non modifiable par l'action du milieu.

C'est ce qu'il faut admettre dans tous les cas où la réaction du Champignon en milieu artificiel correspond à celle qu'il présente dans la nature. On connaît ainsi certaines espèces de *Gnomonia* (*Rosæ*, *Coryli*, *Fragariæ*), qui se distinguent des espèces voisines par leur tendance très prononcée à produire des périthèces en milieu artificiel. Or, ces espèces ne donnent, en revanche, jamais de conidies. Ici le développement en culture de la forme parfaite peut être en rapport avec l'avortement de la forme imparfaite (KLEBAHN). Dans d'autres cas, elle dépend des conditions climatiques. Je cite (selon EDGERTON) certains *Glæosporium* de l'Amérique méridionale, qui fructifient en abondance dans leur pays d'origine et qui produisent également de nombreux périthèces en milieu artificiel. Au contraire, certaines espèces, boréales, où la production de la forme ascosporee est bien moins abondante, restent généralement stériles en culture.

Ces exemples démontrent que la réduction des périthèces est souvent d'ordre *biologique* et que, dans ces conditions, toute influence du milieu externe sera inopérante.

J'ai insisté, dans ce même ordre d'idées, sur le fait qu'il est impossible de déclencher, chez certaines espèces, la production soit de pycnides, soit de conidies. *Il n'existe, par conséquent, pas de milieu spécifique, ni pour ces organes, ni pour les périthèces.* Dans beaucoup de cas, un milieu synthétique quelconque leur convient aussi bien qu'un autre milieu « naturel », et on ne saurait prévoir leur développement ni sur l'un ni sur l'autre. Certaines espèces y maintiendront leurs caractères normaux, d'autres les modifieront, suivant leur sensibilité à l'action de la culture. Beaucoup d'entre elles présenteront finalement des symptômes de *dégénérescence*, après un certain laps de temps de longueur variable. J'ai constaté ce fait en particulier chez le *Hypomyces rosellus*, le *Ramularia variabilis* et le *Phleospora Bupleuri*. Un autre cas intéressant a été révélé chez le *Nectria pyrosphaera*. Ici, la dégénérescence n'était

que temporaire; j'ai pu y remédier en repiquant le Champignon sur certains milieux à décoctions.

Pour décider quelle est, somme toute, dans les réactions, la part qui revient à l'influence du milieu et celle qui revient aux caractères inhérents du Champignon, j'ai cultivé mes espèces sur de nombreux milieux standardisés. J'ai trouvé, en résumé, que l'action morphogénique du milieu est bien plus complexe que ne l'avait supposé KLEBS et qu'elle est fréquemment contre-balancée par l'influence des caractères spécifiques des Champignons.

Mes conclusions s'accordent d'ailleurs avec les résultats qu'ont obtenus certains chercheurs par d'autres méthodes.

2. — Biométrie et expériences d'infection.

Jé me suis servi finalement, au cours de mes recherches, de certaines méthodes complémentaires : 1^o de l'étude biométrique; 2^o de la culture des Champignons sur leurs hôtes vivants.

J'ai appliqué la méthode biométrique principalement aux petites espèces isolées de différents hôtes, qui appartenaient à un même genre collectif. En mesurant, par exemple, la longueur des conidies, j'ai trouvé que les courbes biométriques présentaient, d'une part, des particularités spécifiques, mais qu'elles offraient, de l'autre, des ressemblances incontestables, lorsqu'elles appartenaient aux espèces du même groupe biologique. Ce fait démontre que certains caractères morphologiques peuvent être liés corrélativement aux caractères biologiques et que, par conséquent, les courbes biométriques fournissent un excellent critérium de l'affinité des petites espèces. J'y reviendrai d'ailleurs dans mes publications ultérieures.

En ce qui concerne les expériences d'infection, leur bilan fut moins satisfaisant. Faute d'installations suffisantes, je n'ai pu obtenir des résultats aussi concluants que je ne l'eusse désiré. En outre, la dégénérescence de mes cultures de laquelle il était question tout à l'heure, entraînant la

disparition des conidies, a contribué à diminuer le rendement de mes essais.

Malgré l'insuffisance de mes résultats, je crois pouvoir en tirer les conclusions suivantes : les parasites étudiés dans ce mémoire présentent souvent une spécialisation prononcée. Je cite les *Ramularia Geranii silvatici* et *R. G. Phæi*, qui ne peuvent se substituer réciproquement, malgré qu'ils infectent des hôtes très voisins par leur biologie.

La spécialisation est moins avancée chez le *Ramularia Geranii pyrenaici*, puis chez le *Ramularia acris* et chez le *Ramularia Parietariæ*.

J'ai pu faire, lors de mes essais, quelques observations intéressantes relatives à la pénétration des parasites à l'intérieur de leurs hôtes respectifs. Ils envahissent les feuilles, généralement par leur face supérieure aussi bien que par leur face inférieure. A cela correspond le fait que leurs tubes germinatifs pénètrent ou bien directement par l'épiderme, ou bien qu'ils profitent des ouvertures normales, constituées par les stomates. Chez le *Ramularia Adoxæ*, au contraire, seule l'inoculation par la face inférieure est efficace.

En ce qui concerne les phases ultérieures de l'infection, j'ai pu suivre, pas à pas, chez l'*Ocularia Bistortæ*, l'infiltration du mycélium dans la lumière cellulaire. Ailleurs cette observation était moins facile, étant donné que le Champignon tue généralement les tissus de son hôte avant de les envahir. Or, l'opacité des cellules nécrosées diminue la visibilité du mycélium.

J'ai constaté ensuite que la dégénérescence rapide des plages envahies est en rapport avec la sécrétion de certaines substances toxiques, peut-être des pigments mêmes, très typiques pour les différentes espèces. Ces pigments sont violets chez le *Ramularia variabilis* et le *R. Lysimachix*, brun noirâtre chez la plupart des autres espèces.

Tout autrement se comporte le *Ramularia Lampsanæ*. Ce parasite ménage, au début du moins, les tissus de son hôte ; en obturant ses stomates, il en amène finalement la flétrissure et la mort. On pourrait établir un parallèle entre ce mode

d'infection très particulier et l'adaptation difficile de ce parasite aux milieux artificiels.

Arrivé à la fin de mon mémoire, je suis heureux d'exprimer mes sincères remerciements à M. R. MAIRE, professeur à la Faculté des Sciences d'Alger, qui a bien voulu mettre à ma disposition certains matériaux de recherches; puis à M. C. SHEAR, phytopathologiste du département d'Agriculture à Washington, qui s'est chargé de vérifier plusieurs de mes déterminations; enfin à tous ceux qui m'ont prêté leur aide précieuse et désintéressée.

*Alger, Faculté des Sciences, Laboratoire de Botanique.
Octobre 1927.*

Note ajoutée pendant l'impression (Voir page 207). — L'observation, faite en culture suivant laquelle *Cercospora Smilacina* produit des pycnides, a pu être confirmée par la découverte, à l'intérieur des feuilles de ces organes, mûris en novembre et renfermant des spores bactérioides de 1 μ de diamètre.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADERHOLD. — 1900. *Mycosphærella cerasella* nov. sp., Die Perithezien, form von *Cercospora cerasella*, und ihre Entwicklungs Geschichte (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, vol. XVIII, p. 246).
- APPEL et WOLLENWEBER. — 1910. Grundlage zur Monographie von *Fusarium* (*Mitt. d. kaiserl. biol. Reichsanstalt.*, Bd. VIII, p. 1).
- APPEL O. et H. W. WOLLENWEBER. — 1910. Die Kultur als Grundlage zur besseren Unterscheidung systematisch schwieriger Hyphomyceten (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, p. 435).
- ARCHER. — 1926. Morphological characters of some Sphærospidales in culture (*Annales mycologici*).
- ATKINSONGEO. — 1912. The perfect stage of the Ascochyta on the hairy vetch (*Bot. Gaz.*, vol. LIV).
- BARY (DE). — 1886. Ueber einige Sclerotiniera und Sclerotinienkrankheiten (*Bot. Zeitg.*, Bd. XLIV, p. 377).
- BAUKE. — 1876. Beiträge zur Kenntniss der Pycniden (*Nova Acta. Ksl. Leop. Carol. Ak. d. Nat.*, vol. XXXVIII, n° 5).
- BEAUVIERE. — 1900. Étude sur le polymorphisme des Champignons (*Annales des sciences naturelles*).
- BERKELEY. — 1926. Studies on *Botrytis* (*Transactions of the Royal Canadian Institution*, vol. XV).
- BESSEY (ERNST). — 1904. Bedingungen der Farbstoffbildung bei den Fusarien, S. 301.
- BEZSSONOF (N.). — 1919. Ueber die Züchtung von Pilzen auf hoch Konzentrierten rolwzuckerhaltigen Nährböden und über die chondriomfrage. (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.* XXXVII, p. 136).
- BOAS (F.). — 1921. Bemerkungen über konidienbildende Stoffe bei Pilzen (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, vol. XXXVII).
- BOLLE. — 1924. Die durch Schwärzepilze (Phæodictyæ) erzeugten Pflanzenkrankheiten (*Præfchrift Amsterdam*).
- BREFELD. — *Mykologische Untersuchungen*, Heft X.
- BRENNER (WIDAR). — 1914. Die Stickstoffnahrung der Schimmelpilze (*Centralbl. f. Bact.*, vol. II, S. 40, p. 555).
- BRENNER (WIDAR). — 1918. Farbstoffbildung bei *Penicillium purpurogenum* (*Svensk. botanisk Tidskrift*).
- BRIERLEY (W.-B.). — 1918. Experimental studies on the specific value of morphological characters in Fungi (*Proc. Linn. Soc. London*).
- BROWN et HORNE. — 1924. Studies in the Genus *Fusarium* (*Ann. of Bot.*, vol. XXXVIII).

- BROWN. — 1925. Studies in the Genus *Fusarium*. II. An analysis of factors which determine the growth forms of certain strains (*Ann. of Bot.*, p. 373).
- BURGER. — 1926. Variation in *Colletotrichum glæosporioides* (*Journal of Agricultural Research*, vol. XX, p. 723).
- BURKHOLDER. — 1925. Variations in a member of the Genus *Fusarium*, grown in culture for a period of five years (*Amer. Journ. of Bot.*, p. 245).
- BUTLER et WAKEFIELD. — 1927. On the life history of a Fungus parasitic on *Antirrhinum majus* with some remarks on the genus *Heterosphaeria* (*Trans. of the Brit. Myc. soc.*, p. 169).
- BÜSGEN. — 1918. Biolog. Studien über *Botrytis cinerea* (*Flora, Stahl Festband*, p. 606).
- BUTKEWITSCH. — 1903. Umwandlung der Eiweissstoffe durch niedere Pilze und ihr Zusammenhang mit einigen Bedingungen ihrer Entwicklung (*Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.*, vol. XXXVIII, p. 147).
- BUTKEWITSCH. — 1922-1923. Ueber die Bildung der Oxalsäure und des Ammoniaks in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf Pepton (*Biochem. Zeitschr.*, vol. CXXIX).
- CAYLEY. — 1921. Some observations on the Life History of *Nectria galligena* Bres. (*Ann. of Bot.*, vol. XXXV, p. 79).
- CHODAT (F.). — 1926. Recherches expérimentales sur la mutation chez les Champignons (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, S. 2, vol. XVIII).
- CLAUSSEN. — 1912. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens* (*Zeitschr. für Bot.*, vol. IV, p. 1-64).
- COOLEY. — 1914. A study of physiological relations of *Sclerotinia cinerea* (*Ann. Missouri bot. Gard.*, p. 291).
- COONS. — 1916. Factors involved in the growth and pycnidium formation of *Plenodomus fuscomaculans* (*Journ. Ag. Res.*, 713-785).
- COONS et LEVINE. — 1920. The relation of light to pycnidium formation in the Sphærospoidales (*Mich. Acad. Sc. Ann. Rept.*, vol. XXII, p. 209-213).
- COUPIN et FRIEDEL. — 1904. Sur la biologie du *Sterigmatocystis versicolor* (*C. R. Ac. Sc.*, 1119).
- CRABILL (C.-H.). — 1912. Results of pure culture studies on *Phyllosticta pirina* (*Science*, n° 5, vol. XXXVI, p. 155-157).
- CZAPEK. — 1902. Untersuchungen über die Stickstoffgewinnung und Eiweissbildung bei Pilzen (*Hofmeisters Beiträge zur chemischen Physiologie*, vol. I, p. 538).
- DANILOW. — 1925. Zur Frage nach der Pigmentbildung bei den Pilzen (*Ber d. deutsch. bot. Ges.*, vol. XLIII, p. 27).
- DER. — 1925. L'hétérothallie dans le genre *Penicillium* (*Bull. Soc. myc. de France*, vol. XL).
- DOBELT. — 1909. Beiträge zur Kenntniss eines pigmentbildenden *Penicillium*. (*Dissertation Halle*).
- DODGE (B. O.) — 1926. The Life History of *Ascobolus magnificus* (*Mycologia*, XII).
- DODGE (B. O.) — 1923. Origin of the Central and Ostiolar Cavities in Pycnidia (*Journal of Agricultural Research*).
- DUGGAR, SEVERY et SCHMITZ. — 1917. Studies in physiology of fungi IV. The growth of certain fungi in plant decoctions (*Missouri Bot. Gard.*, vol. IV, p. 169).

- EDGERTON (C. W.). — 1908. The physiology and development of some an-thracnoses (*Bot. Gaz.*, vol. XLI, p. 367).
- ELFVING. — 1890. Einfluss des Lichtes auf die Pilze (*Dissert. Helsingfors*).
- ELLIS (J. B.) and EVERHART (B. M.). — 1885. On *Ramularia obovata* Fuckel (North American species of *Ramularia*) (*Journal of mycology*, vol. I, p. 73, 83, 102, 1885).
- ELLIS (J. B.) et EVERHART (B. M.). — Additions to *Ramularia* and *Cercospora* (*Journ. of mycol.*, vol. IV, p. 1).
- ESCHENHAGEN. — 1889. Der Einfluss von Lösungen verschiedener Con-zentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen (*Dissert. Leipzig*).
- FISCHER (W.). — 1913. Zur Physiologie von *Phoma betæ*. (*Arb. der Abteilung für Pflanzenkrankheiten des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Landwirtschaft in Bromberg*).
- FRANK. — 1878. Ueber einige Schmarotzerpilze, welche Blattkrankheiten verursachen (*Bot. Zeitung*, vol. XXXX, p. 625).
- GARMAN et STEVENS. — 1920. The genus *Septoria* presented in tabulation with discussion (*Mem. of the Illinois Statens Academy*, vol. XIII, p. 1760).
- GRAVE. — 1912. *Sphærella* and *Mycosphærella* (*Journ. Bot.*, vol. L, p. 89-92).
- GROSSENBACHER (I. G.). — 1909. *Mycosphærella* wilt of melons (*Techn. Bull.*, n° 9, New-York Agr. Experim. Station).
- GUBA. — 1925. *Phyllosticta* leaf spot, fruit blotch and canker of the apple. (*Illinois Agricultural Experim. Station*, bull. CCLVI).
- HEMMI TAKEWO. — 1920. Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Physio-logie der japanischen Gloeosporien (*Journal of the College of Agriculture, Hokkaido Imperial University, Sapporo, Japan*, vol. IX, p. 1).
- HIGGINS. — 1914. Life history of a new species of *Sphærella* (*Mycologisches Centralblatt*, vol. IV, 1914, p. 187).
- HIGGINS. — 1920. Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia (*American Journ. Bot.*, p. 435).
- HÖHNEL (FR.). — 1902. Fragmente zur Mykologie. I. Mitteilung Sitzungsber. d. Kais. Ak. der. Wissensch. (*Wien. Math. Naturw.*, Kl. CXI, p. 1040).
- HÖHNEL. — 1903. Ueber einige Ramularien auf Doldengewachsen (*Hedwigia*, vol. XLII, p. 176-178).
- HÖHNEL (FR.). — 1904. Mykologische Fragmente (*Ann. Mycol.*, vol. II, p. 57).
- HÖHNEL. — 1905. Mykologische Fragmente, LXXVI. Zur Synonymie einiger Pilze (*Annales mycologici*, vol. III, p. 189).
- HÖHNEL. — 1916. Fragmente zur Mykologie CXCIX (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Math. naturw.*, Kl. I, p. 125).
- HÖHNEL. — 1924. Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Cylindrosporium* Grev. (*An. myc. Wien*, vol. XXII, p. 1-2).
- HOPKINS. — 1922. The effect of lactic acid on spore production by *Colletotrichum Lindemuthianum* (*Phytopathology*, vol. XII, p. 390).
- JARIUS (MAX). — 1856. *Ascochyta Pisi* bei parasitischer und saprophyter Ernährung (*Bibl. Bot.*, vol. XXXIV, p. 1-45).
- JOST (L.). — 1925. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II Aufl., Bd. II.
- JOUNG et BENNET. — 1922. Growth of some parasitic fungi in synthetic culture media (*American Journ. of Bot.*, vol. IX, p. 459).
- JSTVANFFI. — 1915. Études microbiologiques et mycologiques sur le Rot gris

- de la Vigne, *Botrytis cinerea* (Ann. de l'Inst. centr. ampélogique roy. hongr., 1908).
- KASAI. — 1903. Cultural studies on *Giberella Saubinetii* with its parasitic on-rice plant. (Ber. des Ohara Landw. Inst.).
- KAUFFMAN. — 1900. A contribution to the physiology of the *Saproleginaceæ* (Ann. of Bot., vol. XXII, p. 361).
- KEMPTON. — 1919. Origin and development of the pycnidium (Bot. Gaz., vol. LXVIII, p. 233).
- KILLIAN (CH.). — 1921. Ueber die Ursachen der Spezialisierung bei den Ascomyceten. I. Die *Monilia cinerea* der Kirschen (Centr. f. Bakt. II, vol. LIII, p. 560).
- KILLIAN (CH.). — 1923. Le *Polythrincium Trifolii* Kunze, parasite du Trèfle (Bull. Soc. path. végétale).
- KILLIAN (CH.). — 1923. Études biologiques du genre *Ramularia* (I^{re} partie) (Bull. soc. path. vég. et d'entom. agr., vol. X, p. 1-26).
- KILLIAN. — 1925. Observations sur la culture de quelques Ascomycètes récoltés en Algérie, I. Partie (Bull. de la Soc. d'Hist. nat. Afr. du Nord, t. XVI, p. 168).
- KILLIAN. — 1925. Le *Cylindrosporium Heraclei* (Lib.) v. HÖHNEL, parasite du *Heracleum Spondylium* L. (Bull. trim. soc. myc. de France).
- KILLIAN (CH.). — 1926. Études biologiques du genre *Ramularia* (2^e partie) (Annales des Épiphyties).
- KILLIAN (CH.). — 1926. Caractères morphologiques et cultureux du *Vermicularia Eryngii* (Bull. Soc. myc. de France, t. XLII, p. 51).
- KILLIAN (CH.). — 1926. Variations des caractères morphologiques et biologiques chez les Ascomycètes et les Deutéromycètes parasites (Bull. Soc. path. végét. et d'entomologie agric.).
- KILLIAN (CH.). — 1927. Le *Phyllachora Podagrariæ* (Roth), Karst., parasite de l'*Egopodium Podagraria* L. (Bull. Soc. myc. de France).
- KIRBY. — 1923. Heterothallism in *Ophiobolus Cariceti* (Phytopath., p. 13).
- KISSLING. — 1889. Zur Biologie von *Botrytis cinerea* (Hedwigia, S. 227).
- KLEBAHN (H.). — Untersuchungen über einige *Fungi imperfecti* und die zugehörigen Ascomycetenformen I, II. (Jahrb. für wiss. Bot., vol. XLVII, p. 485).
- KLEBAHN (H.). — 1902. Die Peritheciiform von *Phleospora Ulmi* und *Glæosporium nervisequum* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., vol. XII).
- KLEBAHN (H.). — 1905. Zusammenhänge von Ascomyceten und *Fungi imperfecti* (Centr. f. Bak., II, vol. XV, p. 336).
- KLEBAHN (H.). — 1906. Untersuchungen über einige *Fungi imperfecti* und die zugehörigen Ascomycetenformen. III. *Glæosporium Ribis* (Lib.), Mont. et Desm. (Zeitschr. f. Pflanzenkr., vol. XVI, p. 65).
- KLEBAHN. — 1910. Krankheiten der Sellerie (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, p. 1).
- KLEBAHN (H.). — 1918. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten. I Teil, Eigene Untersuchungen (Berlin. Gebr. Bornträger).
- KLEBAHN (H.). — 1918. Zur Biologie der Ascomyceten (Ber. d. deutsch. bot. Ges.).
- KLEBS (G.). — 1898. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (Jahrb. wiss. Bot., vol. XXXII, p. 1).

- KLEBS (G.). — 1899. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (*Jahrb. wiss. Bot.*, vol. XXXIII, p. 513).
- KLEBS (G.). — 1900. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze (*Jahrb. wiss. Bot.*, vol. XXXV, p. 80).
- KLEBS (G.). — 1896. Die Bedingung der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896.
- KLEBS (G.). — 1913. Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie) (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, vol. IV, p. 276).
- KLOTZ (L. J.). — 1923. A study of the Early Blight Fungus, *Cercospora Apii* Fres. (*Agr. exp. Sta. Michigan*, bull. 63).
- KLOTZ. — 1923. Studies in the Physiology of the Fungi. XVI. Some aspects of nitrogen metabolism in Fungi (*Ann. Miss Bot. Gard.*, vol. X, 299-368).
- KRÜGER (Fr.). — 1913. Beiträge zur Kenntniss einiger Glæosporien (*Arb. aus der Kaisere. biol. Reichsanstalt.*, Bd. IX).
- LABORDE. — 1896. Recherches physiologiques sur une moisissure nouvelle, *Eurotiopsis Gayoni*. (*Thèse de Paris*).
- LAIBACH. — 1919. Zur Kenntniss der Gattung *Septoria* (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, p. 245).
- LAIBACH. — 1920-1921. Untersuchungen über einige *Septoria* Arten und ihre Fähigkeit zur Bildung höherer Fruchtformen I-IV (*Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten*, vol. XXX et XXXI).
- LAIBACH. — 1920. Untersuchungen über einige *Ramularia* und *Ocularia*-Arten und ihre Beziehungen zur Ascomycetengattung, *Mycosphærella*. I. (*Centr. f. Bact.*, II, vol. LIII, p. 548).
- LAIBACH (F.). — 1922. Untersuchungen über einige *Ramularia* und *Ocularia* Arten und ihre Beziehungen zur Ascomycetengattung *Mycosphærella*. II. (*Centralbt. für Bacter.*, II., vol. LV, p. 284).
- LAPPALAINEN. — Biochemische Studien an *Aspergillus niger* (*Ofversigt af Finsk vetenskaps Akademiens Handlingar*).
- LA RUE et BARTLETT. — 1922. A demonstration of numerous distinct strains within the nominal species *Pestalozzia Guepini* (*Amer. Journ. of Botany*, p. 79).
- LASNIER. — 1908. Recherches biologiques sur deux *Glæosporium* (*Bull. Soc. myc. de France*, vol. V, p. 27).
- LEHMANN. — 1923. Pod and Stem Blight of Soybean (*Ann. of the Missouri Bot. Garden*, vol. X, 111-178).
- LEININGER. — 1911. Zur Morphol. u. Physiol. der Fortpflanzung bei *Pestalozzia Palmarum* (*Bot. Centralblatt.*, Bd. XXIX).
- LENDNER. — 1896. Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons (*Annales des Sciences Naturelles, Botanique*).
- LEONIAN (LEON-H.). — 1923. The physiology of perithecium and pycnidium formation in *Valsa leucostoma* (*Phytopathology*, 13).
- LEONIAN (LEON-H.). — 1924. A study of factors promoting pycnidium-formation in some Sphaeropsidales (*American Journal of Botany*, vol. XI).
- LIKHITÉ. — 1926. Développement et biologie de quelques Ascomycètes (*Revue gén. de Botanique*).
- LUTZ (L.). — 1925. Sur la culture des Champignons Hyménomycètes en milieu artificiel (*Bull. Soc. myc. France*, vol. XLI, p. 310).
- LUIYK (VAN). — 1919. Ueber *Glæosporium Tremulæ* und *Glæosporium Populi albæ* (*Ann. myc.*, p. 110).

- LUICK (VAN). — 1925. Frequentie kurven als hulpmiddel to begrenzing van Schimmel Geslachten (*Meded. Nederl. Mycol. Vereen. Wageningen*, vol. XIV).
- MAGNUS (P.). — 1905. Zwei parasitische Harpographium-arten und der Zusammenhang einiger Stilbeen mit Ovularia und Ramularia (*Hedwigia*, XLVIII, p. 371).
- MAIRE (R.). — 1919. Schedæ ad Mycothecam Boreali-Africanam (*Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, X, p. 149).
- MANGIN. — 1899. Sur les *Septoria graminum*, destructeur des feuilles du Blé (*Bull. Soc. myc.*, p. 108).
- MARCHAL (EL. et EM.). — 1923. De l'homothallie de quelques Ascomycètes (*Ac. Roy. Belge, Bull. CIV*, p. 9).
- MATSUMOTO et TOMOYASA. — 1925. Studies on purple speck of Soybean seed (*Ann. of the phytopath. Society of Japan*, vol. I).
- MATZ. — 1916. A method to induce sporulation in culture of *Botrytis Berengeriana* (*Phytopathology*, vol. I, p. 133).
- MEDISCH (MARC). — 1910. Zur Physiologie von *Hypocrea rufa* (*Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. XLVIII, S. 591).
- MELHUS. — 1913. Septoria Pisi in relation to Pea Blight (*Phytopathology*, III).
- MIKIO KASAI. — 1922. Ueber einen auf der Binse parasitisch lebenden Pilz, *Cercosporina juncicola* (*Ber. Ohara Inst. landw. Forschung*, II).
- MILBURN (TH.). — 1904. Aenderung der Farbe bei Bakterien und Pilzen (*Centralbl. f. Bact.*, II, p. 129).
- MOLLIARD (M.) et COUPIN (H.). — 1903. Influence du K sur la morphologie du *Sterigmatocystis nigra* (*Rev. gén. de Bot.*, t. XV, p. 401).
- MOLLIARD. — 1903. Sur le rôle des Bactéries dans la production des périthèces de l'*Ascobolus* (*C. R. Ac. sc. Paris*, p. 899).
- MOLLIARD (M.). — 1920. Sur les caractères présentés par le *Sterigmatocystis nigra* en présence d'une dose réduite de phosphore (*C. R. Soc. Biol.*, vol. LXXXIII).
- MOLLIARD (M.). — 1920. Influence d'une dose réduite de potassium sur les caractères physiologiques du *Sterigmatocystis nigra* (*C. R. Soc. Biol.*, 1920).
- MOLLIARD (M.). — 1923. Sur le déterminisme de la formation des conidies chez le *Sterigmatocystis nigra* (*C. R. Ac. Sc.*, p. 1857).
- MOLLIARD (M.). — 1924. Retentissement de la composition minérale du milieu nutritif sur la structure du *Sterigmatocystis nigra* (*C. R. Ac. sc.*, p. 1865).
- MOLZ. — 1907. Ueber die Bedingungen der Entstehung der durch *Sclerotinia fructigena* erzeugten Schwarzfäule der Apfel (*Centralbl. für Bakt.*, Bd. XVII).
- NADSON. — 1922. Substances colorantes des Bactéries et des Champignons comme moyens de défense et d'attaque (*Bull. Jard. Bot. princ. Rép. Russe*, vol. XXI).
- NAUMANN. — 1910. Bedingung der Pigmentbildung von *Epicoccum purpureum* (*Hedwigia*, LI, p. 135).
- NIESCHULZ. — 1922. Zur Kenntniss der Pykniden und ihrer Abhängigkeit von einigen Aussenfaktoren (*Diss. math. naturw. Fak. Hamburg*).
- NIKITINSKY. — 1904. Ueber die Beeinflussung der Entwicklung einiger Schimmelpilze durch ihre Stoffwechselprodukte (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, vol. XL, p. 1).
- NISIKADO et MIYAKE. — 1922. Studies on *Helminthosporium* of the rice plant (*Ber. der Ohara Instituts für landwirtschaftliche Forschung*, Bd. II).
- PELTIER. — 1912. Physiology and life history of a parasitic *Botrytis* on Pepper and Lettuce (*Ann. of the Missouri Bot. Garden*).
- PETRAK. — 1915-1916. Beiträge zur Pilzflora von Mähren und oesterreichisch

- Schlesien (*Annales Mycologici*, vol. XIII, p. 47, et *Annales Mycologici*, vol. XIV, p. 163).
- PETRAK. — 1927. Mykologische Notizen: *Ramularia Coleosporii* (*Annales Mycologici*, vol. XXV, p. 220).
- PIETERS (A.). — 1915. Relation between vegetation and reproduction vigor of some *Saprolegniaceæ* (*Amer. Journ. of Bot.*, p. 529).
- POOL (V. W.) and MAC KAY. — 1916. Relation of stomatal movement to infection by *Cercospora beticola* (*Jour. Agr. Res.*, vol. VI, p. 1011-1038).
- POTEBNIA. — 1920. Beiträge zur Micromycetenflora Mittel Russlands (*Annales Mycologici*, 1920, p. 40).
- PRILLIEUX (E.-E.). — 1892. Maladies des Artichauts produites par *Ramularia Cynaræ* Sacc. (*Bull. Soc. myc. France*, vol. VIII, p. 144-146).
- RACIBORSKY. — 1896. *Basidiobolus ranarum* (*Flora*, t. LXXXII, p. 107).
- RAY. — 1897. Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu (*Thèse de Paris*).
- RAYBAUD (L.). — 1912. Influence du milieu sur les Champignons inférieurs (*Rev. gén. Bot.*, vol. XXIV, p. 392).
- REDDICK. — 1911. The Black Rot disease of Grapes (*Agr. exp. stat. Cornell Univ. Dep. of Plant. path.*).
- REIDEMEISTER. — 1909. Die Bedingungen der Sklerotien und Sklerotienringbildung von *Botrytis cinerea* auf künstlichen Nährböden (*Ann. mycol.*).
- ROARK. — 1921. The *Septoria* leaf spot of *Rubus*. (*Phytopathology*, vol. XI).
- ROBINSON (W.). — 1926. The conditions of growth and development of *Pyronema confluens* (*Annals of Botany*, vol. XL).
- SARTORY (A.). — 1916. De l'influence d'une Bactérie sur la production des périthèces chez un *Aspergillus* (*C. R. Soc. Biol.*, vol. LXVIII, p. 174).
- SARTORY (A.) et MEYER (R. J.). — 1926. Recherches sur les causes de l'apparition des périthèces chez *Aspergillus fumigatus* (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXIV, p. 1020).
- SCHAFFNIT und BÖNING. — 1925. Die Brennfleckenkrankheit der Bohnen (*Forsch. aus d. Geb. der Pflanzenkrankh. u. d. Immunität im Pflanzenreich.*, 1 Mitt.)
- SCHNEIDER-ORELLI. — 1912. Zur Kenntniss der mitteleuropäischen und nordamerikanischen *Glaeosporium fructigenum* (*Centr. f. Bact.*, II, p. 459).
- SCHOSTAKOWITSCH (W.). — 1895. Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Russthaupilzen (*Flora*, vol. LXXXI, p. 362).
- SCHWARZ. — 1922. Das Zweigsterben der Ulmen, Trauerweiden und Pflsichbäume (*Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten, Baarn*).
- SCHWEITZER (G.). — 1923. Beiträge zur Entwicklung und Biologie von *Ascobolus citrinus* (*Zeitschr. f. Bot.*, p. 529).
- SCOTT. — 1923-1924. Cultural characters of certain *Colletotrichum* species (*Ann. Rept. Quebec Soc. Protection of Plants*, p. 123-237).
- SHEAR et WOOD. — 1913. Studies of Fungous parasites belonging to the genus *Glomerella* (*U. S. Department of Agriculture*, bull. CCLII).
- SHEAR, STEVENS et TILLER. — 1917. *Endothia parasitica* and related species (*U. S. Department of agriculture*, bull. CCCLXXX).
- SIDERIS. — 1921. The role of the p_H in the development of pigments of *Fusarium* (*Journ. Agr. Res.*, vol. XXX).
- SMALL. — 1926. The occurrence of a species of *Colletotrichum* (*British mycological Society*, p. 112).

- SMITH (RALPH). — 1901. *Botrytis* and *Sclerotinia* and their relation in plant diseases (*Bot. Gaz.*, vol. XXIX, S. 369).
- STERNON (F.). — 1925. L'hétérogénéité du genre *Ramularia* (*Thèse Fac. Pharmacie de Nancy*).
- STERNON (F.) et MARCHAL (E.). — 1925. Sur les rapports existant entre la forme conidienne du type *Ramularia* et le genre *Entyloma* (*Bulletin de la Société royale botanique de Belgique*, LVII).
- STERNON (F.). — 1926. Considérations sur la systématique des Champignons imparfaits (*Bulletin de la Société royale botanique Belgique*, LVIII, p. 230).
- STEWENS (F.-L.) et HALL (I.-G.). — Variation of Fungi due to Environment (*Bot. Gaz.*, vol. XLVIII, p. 30, 1909).
- STEVENS. — 1917. The Influence of certain climatic factors on the development of *Endothia parasitica* (Murr.) And. (*Am. Jour. of Bot.*, vol. I, p. 1-32).
- STEVENS. — 1922. The *Helminthosporium* foot-rot of Wheat, with observations on the morphology of *Helminthosporium* and on the occurrence of saltation in the Genus (*Natural History Survey*, vol. XIV).
- STONE. — 1912. The life history of *Ascochyta* on some leguminous plants (*Ann. myc.*, vol. X).
- STONEMAN. — 1898. A comparative study of the development of some anthracnoses (*Bot. Gaz.*, vol. XLIII, p. 69-120).
- TAKIMOTO. — 1923. On the vitality of *Cercospora beticola* (*Ann. Phytopat. Soc. Japon*, vol. I).
- TANRET. — 1896. Action des nitrates, sulfates, chlorhydrates et phosphates d'ammonium sur l'*Aspergillus niger* (*Bull. Soc. Chim. Paris*, vol. XVII, p. 914).
- TRAVERSO. — 1904. Micromiceti italiani nuovi e interessanti (*Soc. Bot. Ital.*, p. 218).
- TULASNE. — 1865. *Selecta fungorum Carpologia*.
- VASSILJEVSKY (N.). — 1925. Zur Morphologie und Biologie von *Ovularia auf Alchemillen* (*Morbi plantarum*, Leningrad, p. 18-25).
- VASSILJEVSKY. — 1925. Biologie von *Septoria Ribis* (*Morbi plantarum*, Leningrad).
- VAUGHAN (R. E.). — 1913. *Mycosphærella pinodes*, the ascigerous stage of *Ascochyta Pisi* (*Phytopathology*, vol. III, p. 71).
- VINCENS. — 1917. Recherches organogéniques sur quelques Hypocréacées (*Thèse de Paris*).
- VINCENS. — 1926. Mode de formation et structure des conceptacles du *Coriothyrium concentricum* (*Bull. Soc. myc. France*, t. XLII, p. 178).
- VOGLINO (P.). — 1903. Sullo sviluppo della *Ramularia æquivoca* (Ces.) Sacc. (*Malpighia*, vol. XVII, p. 16-22).
- VOSS (W.). — 1884. Zwei unbeschriebene Pilze der Flora Krains aus den Gattungen *Phyllosticta* und *Ramularia* (*Esterr. Bot. Zeitschr.*, vol. XXXIII, p. 174).
- VUILLEMIN. — 1905. Recherches sur les Champignons parasites des feuilles de Tilleul, *Cercospora*, *Phyllosticta*, *Helminthosporium* (*Ann. myc.*, vol. III).
- WAKSMAN. — 1917. The Influence of available Carbohydrates upon ammonium accumulation by microorganisms (*Journ. Am. Chem. Soc.*, vol. XXXIX).
- WEBER. — 1922. *Septoria* diseases of Cereals (*Phytopathology*, vol. XII, p. 449).

- WEHMEYER. — 1926. A biologic and phylogenetic study of the stromatic Sphaeriales (*Amer. Journ. Bot.*, vol. XIII, p. 575).
- WELLS. — 1925. Taxonomic studies on the genus *Cercospora* in the Philippine Islands (*American Journ. Bot.*, p. 195).
- WERNER (C.). — 1898. Die Bedingungen der Konidienbildung bei einigen Pilzen (*Diss. Frankfurt am Main*).
- WESTERDIJK et VAN LUYK. — 1920. Die Glœosporien der Eiche und der Platane, I (*Mededeelingen uit het Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten Baarn*, vol. IV).
- WESTERDIJK et VAN LUYK. — 1924. Die Glœosporien der Eiche und der Platane, II (*Mededeelingen uit het Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten Baarn*, vol. VI).
- WESTERDIJK et VAN LUYK. — 1924. Eine Anthraknose des Kümmels (*Phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten Baarn*, vol. VIII).
- WINELAND. — 1923. The production in culture of ascigerous stage of *Fusarium moniliforme* (*Phytopathology*, vol. XIII, p. 51).
- WOLLENWEBER (H. W.). — 1913. Eine morphologisch pathologische Studie zur Abgrenzung von Pilzgruppen mit cylindrischen und sichelförmigen Conidienformen (*Phytopathology*, vol. III, n° 197).
- WOLLENWEBER. — 1913. *Ramularia*, *Mycosphærella*, *Nectria*, *Calonectria* (*Phytopathology*, vol. I).
- WOLLENWEBER, SHERBAKOFF, REINKING, JOHANN et BAILEY. — 1925. Fundamentals for taxonomic Studies in *Fusarium* (*Journal of agricultural Research*, vol. XXX, p. 833).
- ZIKES. — 1922. Ueber Perithezienbildung bei *Aspergillus Oryzæ* (*Centralbl. f. Bacteriol.*, vol. II, p. 56).
-

TABLE DES MATIÈRES

I. INTRODUCTION.....	101
II. PARTIE DESCRIPTIVE.....	108
a. Technique	108
b. Matériel.....	109
c. Recherches : Genre <i>Ramularia</i>	109
1. <i>Ramularia Sambucina</i>	110
α. <i>Ramularia Sambucina ebuli</i>	111
β. <i>Ramularia Sambucina racemosi</i>	115
γ. <i>Ramularia Sambucina nigri</i>	117
2. <i>Ramularia Geranii</i>	122
ε.-γ <i>Ramularia Geranii pusilli, pyrenaici, silvatici</i>	122
δ. <i>Ramularia Geranii Phæi</i>	125
3. <i>Ramularia acris</i>	131
4. <i>Ramularia æquivoca</i>	134
5. <i>Ramularia Ranunculi flabellati</i>	136
6. <i>Ramularia variabilis</i>	143
7. <i>Ramularia Lysimachix</i>	146
8. <i>Ramularia Lampsanæ</i>	150
9. <i>Ramularia Adoxæ</i>	151
10. <i>Ramularia Prenanthis</i>	152
11. <i>Ramularia Cicutæ</i>	155
12. <i>Ramularia Leonuri</i>	158
13. <i>Ramularia Heraclei</i>	160
14. <i>Ramularia calcea</i>	162
15. <i>Ramularia Ajugæ</i>	164
16. <i>Ramularia Uredinis</i>	168
17. <i>Ramularia Parietariæ</i>	173
18. <i>Phyllosticta Antirrhini</i>	173
Genre <i>Ovularia</i>	175
19. <i>Ovularia haplospora</i>	179
20. <i>Ovularia Bistortæ</i>	179
21. <i>Ovularia bulbigera</i>	182
22. <i>Ovularia sphæroidea</i>	185
23. <i>Ovularia alpina</i>	189
24. <i>Graphium pallescens</i>	192

Genre <i>Cercospora</i>	195
25. <i>Cercospora Malvarum</i>	199
26. <i>Cercospora Mercurialis</i>	201
27. <i>Cercospora Ceratoniæ</i>	204
28. <i>Cercospora Smilacina</i>	205
Genre <i>Septoria</i>	209
29. <i>Septoria Galeopsidis</i>	212
30. <i>Septoria Unedonis</i>	218
31. <i>Septoria Flammulæ</i>	221
32. <i>Septoria silvicola</i>	224
33. <i>Septoria Podagrariæ</i>	226
34. <i>Septoria Heraclei</i>	226
35. <i>Phleospora Bupleuri</i>	227
Genre <i>Hypomyces</i>	228
36. <i>Hypomyces rosellus</i>	230
37. <i>Hypomyces aurantius</i>	235
38. <i>Hypomyces chrysospermus</i>	237
Genre <i>Diplocadium</i>	239
39. <i>Diplocadium minus</i>	239
III. LITTÉRATURE GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS.....	242
1. Le déterminisme des différents organes.....	244
a. Conidies.....	244
b. Sclérotés.....	251
c. Pycnides.....	253
d. Périthèces.....	265
2. Biométrie et expériences d'infection.....	279
IV. INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	282



Fig. XL. — (1-11) *Hypomyces rosellus*.
Cultures en tubes (gr. nat.).



Fig. XLI. — (1, 2) *Ramularia variabilis*.
 (3-6) *Ramularia Lysimachiae*.
 — (7-13) *Diplocladium minus*.
 Cultures en tubes (gr. nat.).

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNEES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — Tertiaire de l'Afrique du Nord.

ZOOLOGIE. — Les Méduses Acraspèdes, organisation et développement.

Vu et approuvé :

Paris, le 6 Janvier 1928.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR
DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
S. CHARLÉTY.

5668-27. — CORBEIL. IMPR. CRÉTÉ.
